Beiträge zur Kenntniss

der

Anatomie und Entwickelungsgeschichte

der

Utricularia-Blasen.

Inaugural - Dissertation

zur

Erlangung der Doctorwürde

vorgelegt der

hohen philosophischen Facultät der Universität Zürich

(mathematisch-naturwissenschaftliche Section)

von

Hans Meierhofer.

Begutachtet von

Herrn Prof. Dr. A. Dodel.

Sonderabdruck aus „Flora oder Allgem. Botan. Zeitung“ 1902, 90. Bd., Heft I.

München

Druck von Val. Höfling, Lämmerstrasse 1

1901.

Beiträge zur Kenntniss

der

Anatomie und Entwickelungsgeschichte

der

Utricularia-Blasen.

Inaugural - Dissertation

zur

Erlangung der Doctorwürde

vorgelegt der

hohen philosophischen Facultät der Universität Zürich

(mathematisch-naturwissenschaftliche Section)

von

Hans Meierhofer.

Begutachtet von

Herrn Prof. Dr. A. Dodel.

Sonderabdruck aus „Flora oder Allgem. Botan. Zeitung“ 1902, 90. Bd., Heft I.

München

Druck von Val. Höfling, Lämmerstrasse 1

1901.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41549811_0093

Seinem hochverehrten Lehrer

Herrn Prof. Dr. Arnold Dodel

aus Dankbarkeit gewidmet

vom Verfasser.

Die Untersuchungen, deren Resultate in der vorliegenden Arbeit enthalten sind, wurden unter der Leitung des Herrn Prof. Dr. A. Dodel ausgeführt. Das verwendete Material habe ich persönlich in den verschiedensten Theilen des Cantons Zürich gesammelt, so z. B. Utricularia vulgaris L. bei Dietlikon, Wallisellen, am Katzensee u. a. O., Utricularia Bremii Heer und U. minor L. in den verschiedensten Gegenden des Glattthales, und Utricularia intermedia Hayne endlich bei Robenhausen a. Pfäffikersee, bei Oerlikon, Schwamendingen und im alten Glattlauf bei Rümlang.

Es ist mir eine angenehme Pflicht, denjenigen meinen aufrichtigsten Dank auszusprechen, die mich bei meinen Untersuchungen in zuvorkommender Weise unterstützt haben. Herrn Prof. Dr. A. Dodel schulde ich vor Allem Dank für seine Liebenswürdigkeit, mit der er mir nicht nur manche werthvolle Winke und Rathschläge ertheilte, sondern auch bereitwillig seine eigenen Instrumente zur Verfügung stellte. Herrn Prof. Dr. H. Schinz bin ich ebenfalls zu Dank verpflichtet für seine Freundlichkeit, mit welcher er mich auf einschlägige Litteratur aufmerksam machte.

Einleitung.

Im Herbst 1898 nahm ich im botanischen Laboratorium der Universität Zürich einige Untersuchungen vor, um mich darüber zu orientiren, in welchen Zellen sich der rothe Farbstoff bildet, welcher im Spätherbst eine so lebhafte Färbung der Blätter hervorruft. Zu gleicher Zeit beschäftigte sich Dr. Overton, der damalige Assistent des hiesigen botanischen Laboratoriums, mit der Aufgabe, die Rothfärbung auf künstliche Weise zu erzeugen. Zu derartigen Untersuchungen eignen sich Wasserpflanzen, darunter auch Utricula riaceen, am besten, wie Dr. Overton in seiner Arbeit[1]) gezeigt hat. Jene Frage der künstlichen Rothfärbung in Utricularia-Blättern und -Blasen ward sodann von Dr. Overton vorläufig gelöst, indem er durch zahlreiche Versuche überzeugend nachwies, dass das Auftreten von rothem Zellsaft in einer engen Beziehung zum Zuckerreichthum des Zellsaftes steht, und dass ferner relativ niedrige Temperaturen das Eintreten der Rothfärbung begünstigen. Diese Untersuchungen aber veranlassten eine andere, die sich auf die vergleichende Anatomie und auf die Entwickelungsgeschichte verschiedener Utricularia-Blasen erstreckte. Die Resultate dieser Untersuchungen sollen im Folgenden mitgetheilt werden.

Die vorliegende Arbeit wurde im Frühjahr 1899 begonnen und im Sommer 1901 vollendet. Die Untersuchungen über die Function und Entwickelungsgeschichte der Utricularienschläuche sind damit selbstverständlich noch nicht abgeschlossen. Es tauchen bei der Behandlung dieser Objecte gar viele Fragen auf, deren Lösung wohl nur durch zeitraubende und sehr mühsame, peinlich sorgfältige Untersuchungen möglich werden wird, besonders dort, wo es sich um die physiologischen Vorgänge handelt, die sich in den verschiedenen Theilen der complicirten Blasenapparate vollziehen. Immerhin ist es mir ge-

---

1) Beobachtungen und Versuche über das Auftreten von rothem Zellsaft bei Pflanzen. Jahrb. f. wiss. Botanik Bd. XXXIII Heft 2.

lungen, die bisherigen Untersuchungen anderer Forscher, welche sich mit der Entwickelungsgeschichte und Anatomie der Utricularia-Blasen beschäftigt haben (Cohn, Darwin, Goebel, Hovelaque, Kamienski, Pringsheim), an einigen Stellen zu vervollständigen und unsere Kenntnisse von den fraglichen Organen zu erweitern.

Die histologische und entwickelungsgeschichtliche Untersuchung wurde an Utricularia vulgaris L. vollständig durchgeführt. Dann wurden jeweilen zur Vergleichung Utricularia Bremii Heer, Utricularia minor L. und Utricularia intermedia Hayne herbeigezogen. Auch Utricularia neglecta Lehmann wurde untersucht. Soweit aber die vorliegenden Fragen in Betracht kommen, stimmt Utricularia neglecta Lehm. genau mit Utricularia vulgaris L. überein. Da diese Art zudem von verschiedenen Forschern einfach als Utricularia vulgaris var. neglecta Lehm. aufgeführt wird, so habe ich es vorgezogen, auf eine eingehendere Darstellung der Verhältnisse bei dieser Art zu verzichten.

Die Arbeit gliedert sich am natürlichsten in drei verschiedene Theile, von denen der erste die Anatomie, der zweite die Entwickelungsgeschichte und der dritte die morphologische Natur der Utricularia-Blasen, sowie die Kritik der verschiedenen, weitdivergirenden diesbezüglichen Ansichten behandelt.

I. Anatomie der Blasen.

In unserer Gegend gibt es wohl kaum ein Sumpfgebiet, in welchem nicht die eine oder andere Art der Gattung Utricularia zu finden wäre. Wenn die langen Sprosse einer kräftig entwickelten Pflanze mit ihren fein zertheilten Blättern frei im Wasser fluthen, so können sie von einem ungeübten Auge leicht mit Myriophyllum verwechselt werden. Betrachtet man aber die Pflanze genauer, so schliesst ein Merkmal sofort jeden Irrthum aus — es sind die blasenförmigen Gebilde, welche an den Blattfiedern sitzen. Dass diese rundlichen Gebilde wirklich hohl sind, wird am besten durch „Luftblasen“ demonstrirt, die sich oft in ihrem Innern befinden. Diese Thatsache hat früher zu der Annahme geführt, dass den Blasen an den Blattfiedern ausschliesslich die Function von Schwimmorganen zukomme. Cohn[1]) hat zuerst durch seine Untersuchungen an den Blasen von Utricularia vulgaris L. nachgewiesen, dass diese Gebilde Thierfallen darstellen. Drude[2]) bekennt

1) Cohn, Beiträge zur Biologie der Pflanzen. III. Heft. 1875.

2) Drude, Die insektenfr. Pflanzen (Schenk, Hndb. d. B. I. Bd. pag. 113—146).

sich zu einer vermittelnden Ansicht und will die Schläuche gleichzeitig als Schwimmorgane und Thierfallen aufgefasst wissen. Ueber ihre Bedeutung als Schwimmapparate äussert er sich u. a. pag. 134: „Sie (die Utricularіaceen) perenniren am Grunde der stehenden Gewässer, in denen sie leben, und steigen zu Beginn des Sommers mit lufterfüllten Blasen empor, um an der Oberfläche des Wassers die weitere Entwickelung zu durchlaufen.“ Und pag. 135 fährt er fort: „Als Benjamin[1]) u. a. Autoren den Bau der Blasen von Utricularia erkannt hatten, sahen sie in ihnen das Mittel der Pflanze, um die Form des Perennirens, wie sie von ihr schon lange bekannt war, normal zu vollziehen. Die lufterfüllten Utrikeln sollten das Schwimmen erleichtern, bis endlich beim Erlöschen der Vegetationskraft das durch die Ventile eindringende Wasser das Herabsinken der Pflanze auf den Grund des Gewässers ermöglichte.“

Benjamin's Hypothese von der Function der Blasen und insbesondere des Blasenventils ist nun wohl ohne Weiteres hinfällig geworden durch die später angestellten Untersuchungen von Cohn und Darwin.[2]) Immerhin sei bemerkt, dass der Ansicht, es seien die Blasen Schwimmorgane, insoferne eine gewisse Berechtigung nicht abgesprochen werden kann, als die lufterfüllten Schläuche ganz sicher das specifische Gewicht der Pflanze herabsetzen. Dass die Pflanze aber auch ohne Blasen schwimmt, ist experimentell bewiesen worden, indem man sämmtliche Blasen eines Sprosses abschneiden konnte, ohne dass deswegen die Pflanze in grössere Tiefen sank. Man hat auch schon daran gedacht, die Gasblasen einfach als Zersetzungsprodukte der in den Schläuchen vorhandenen thierischen Substanzen zu erklären. Diese Auffassung steht aber im Widerspruch mit der Thatsache, dass sich solche Gasblasen auch in Schläuchen vorfinden, die noch keine thierischen Organismen beherbergen. Vielleicht muss die Lösung der Frage nach ganz anderen Gesichtspunkten versucht werden. Ich möchte nur andeutungsweise auf einen solchen aufmerksam machen. Durch sorgfältig angestellte Versuche ist für Ciliateninfusorien, speciell Paramaecium caudatum Ehrbg., das sich in unseren stagnirenden Gewässern ja massenhaft vorfindet, nachgewiesen worden, dass schwache Säurelösungen, u. a. auch Kohlendioxyd, positiv-chemotaktisch auf die genannten thierischen Or-

1) Benjamin, Ueber den Bau und die Physiologie der Utricularien. Bot. Ztg. 1848.

2) Darwin, Insektenfr. Pflanzen. Deutsch von V. Carus. 1876.

ganismen einwirken. Ist hier vielleicht ein Zusammenhang zwischen der „Luftblase“ im Innern des Schlauches und den eindringenden Infusorien und Crustaceen vorhanden?

Zu gleicher Zeit wie Cohn, aber unabhängig von demselben, beschäftigte sich Darwin[1]) mit der Untersuchung der Utricularia-Blasen. Nur kurze Zeit nach dem Erscheinen von Cohn's Arbeit veröffentlichte er die Resultate seiner Forschungen an Utricularia neglecta Lehmann. Er bemerkt einleitend[2]): „Seitdem ich die folgende Beschreibung nach meinen eigenen Beobachtungen und nach denen meines Sohnes Francis aufgesetzt habe, ist eine wichtige Abhandlung von Prof. Cohn über Utricularia vulgaris erschienen, und es hat mir keine kleine Genugthuung gewährt, zu finden, dass meine Schilderung beinahe vollständig mit der jenes ausgezeichneten Beobachters übereinstimmt. Ich will meine Beschreibung so veröffentlichen, wie ich sie niedergeschrieben, ehe ich Prof. Cohn's Schilderung gelesen hatte.“

In neuerer Zeit haben sich Hovelaque[3]) mit der Anatomie der Blasen von Utricularia vulgaris L., Goebel[4]) mit derjenigen von tropischen, land- und wasserbewohnenden Utricularia-Arten eingehend beschäftigt.

Zum Verständniss der Entwickelungsgeschichte und Morphologie der Blasen muss die Kenntniss ihrer Anatomie vorausgesetzt werden. Da zudem verschiedene Irrthümer zu beseitigen sind, die sich auf die bisherigen Kenntnisse der anatomischen Verhältnisse beziehen, so darf ich eine kurze Darstellung des anatomischen Baues der Utricularia-Blasen nicht umgehen.

Utricularia vulgaris L.

Die Schläuche oder Blasen von Utricularia vulgaris L. erreichen eine Länge von 2,5—3 mm. Sie sind bilateral-symmetrisch und zeigen deutlich einen dorsiventralen Bau (Fig. 1 Taf. II). Die Ventralseite ist flach, die Dorsalseite dagegen stark gewölbt. Der Schlauch ist seitlich zusammengedrückt und gestielt. Wir wollen zur genaueren Orientirung die Region des Stieles als hinten, die entgegengesetzte Seite als vorn bezeichnen. Am vorderen Ende des Schlauches befindet sich rechts und links von der Medianebene je ein

1) Darwin, Insektenfressende Pflanzen.

2) op. cit. pag. 358.

3) Hovelaque, L'appareil végétatif des Bignoniacées, ... Utriculariées. 1888.

4) Goebel, Annales du Jardin botanique de Buitenzorg Vol. IX pag. 41—119. Goebel, Pflanzenbiologische Schilderungen III. Bd. Marburg 1891—1893.

stark verzweigtes Gebilde, das von Cohn[1]) als „Schnurrbartborsten oder Fühlfaden“ bezeichnet wurde. Darwin[2]) wählte hiefür den Ausdruck „Antennen“, weil ihm die ganze Blase eine gewisse Aehnlichkeit mit einem entomostraken Krustenthier zu haben schien (*a* Fig. 1). Die Bezeichnung „Antennen“ ist nach ihm von allen anderen Forschern acceptirt worden. Die beiden Antennen bilden mit ihren zahlreichen Verzweigungen vor dem Eingang zur Blase eine Art Reusensystem, welches ohne Zeifel dazu bestimmt ist, grössere Thiere von dem Eindringen in die Blase abzuhalten. Rechts und links vom Blaseneingang sind einzelne Zellen der Schlauchwandung zu Trichomen mit spitzer Endzelle ausgewachsen (*tr* in Fig. 1 und den übrigen Abbildungen fertiger Blasen). Ihre Zahl schwankt zwischen zwei, drei bis acht auf jeder Seite. Eine bestimmte Gesetzmässigkeit lässt sich in ihrem Auftreten nicht erkennen, so wenig wie in der Ausbildung der Antennen. Die Stärke der letzteren besonders variirt sehr, je nachdem die Lebensbedingungen für die betreffende Pflanze mehr oder weniger günstig sind. An gesunden, grossen Schläuchen sind die Antennen recht kräftig entwickelt und besonders stark verzweigt, während sie an weniger robusten Blasen oft nur rudimentär auftreten. Cohn's[3]) Figur 9 stellt eine Blase mit sehr schlecht entwickelten Antennen dar.[4])

Der Eingang zur Blase befindet sich auf der flachen Ventralseite und erscheint von aussen gesehen als eine eliptische oder rechteckige Vertiefung, an deren Basis eine schmale Spalte quer zur Medianebene verläuft (Fig. 2). Um die Verhältnisse am Eingang und im Innern genauer studiren zu können, führen wir einen medianen Schnitt durch eine ausgewachsene Blase (Fig. 9 Taf. III). Die Wandung der Blase ist sonst überall zweischichtig; ist aber der Schnitt genau median geführt, so sieht man zwischen der inneren und der äusseren Zellschicht wenige schmale Zellreihen, die dorsal- und ventralwärts verlaufen und als Fortsetzung des aus dem Blasenstiel tretenden Gefässbündels erscheinen (*b* Fig. 9 und Fig. 3). Die Zellen sind aber so schmal, dass man es fast dem Zufall zu verdanken hat, wenn

1) op. cit. pag. 85.
2) op. cit. pag. 360.
3) op. cit. Taf. I.
4) Die Antennen der im Wasser lebenden Utricularia-Arten sind überhaupt relativ zu gegenüber denen von Landformen, wo sie häufig in Gestalt eines den ganzen Eingang überdachenden Lappens ausgebildet sind.

sie im Schnitt getroffen werden, und das ist wohl auch der Grund, warum bei Medianschnitten durch fertige Blasen diese Zellreihen meist nicht eingezeichnet sind. Cohn's[1]) Längsschnitt ist schief geführt, daher verschwinden die „Leitbündel" bald nach ihrem Austritt aus dem Stiel, während sie in Wirklichkeit dorsal und ventral erst am vorderen Rand der Blase endigen. Hovelaque[2]) bezeichnet diese Zellreihen als „fibres primitives" und hat sie meines Wissens zuerst richtig im Querschnitt dargestellt (vgl. auch Fig. 10 *lb* Taf. III), während er sie im Längsschnitt nur oberflächlich andeutet. Ein tadelloser Medianschnitt durch die Blase einer tropischen Utricularia ist zum ersten Mal von Goebel[3]) abgebildet worden.

Am vorderen Ende setzt sich die dorsale Blasenwandung ins Innere des Schlauches fort und bildet die Klappe, welche den Eingang verschliesst.[4]) Die Klappe ist an der ausgewachsenen Blase zweischichtig (*kl* in Fig. 6, 9, 13, 15, 17 u. a.). Sowohl die Zellen der inneren als auch der äusseren Schicht unterscheiden sich wesentlich von denen der eigentlichen Schlauchwandung. Die Zellen der äusseren Schicht werden gegen den unteren Rand der Klappe hin immer kleiner und schmäler, gruppiren sich um einen Mittelpunkt (*C* in Fig. 11 Taf. III), und es zeigen ihre Seitenwände jene eigenthümlichen Querleisten an ihren Membranen, wie man sie an den Zellen mancher Blumenblätter beobachten kann (Fig. 4 u. 5). An den vielen Klappen, die ich untersuchte, habe ich aber nie Zellen mit Ringfaserverdickung finden können, wie sie Cohn[5]) gesehen zu haben glaubt. Die Zellmembranen der inneren Klappenschicht sind ebenfalls verstärkt und zeigen oft die wunderlichsten Verbiegungen und Verkrümmungen mit Verdickungsleisten in den Ecken oder in der Mitte langer Seitenwände (Fig. 12 Taf. III), kurz, man könnte auf die Klappe von Utricularia vulgaris L. genau die gleiche Beschreibung anwenden, wie sie Goebel[6]) für die Klappe von Utricularia flexuosa, einer indischen Wasserutricularia, gibt. Alle diese Verstärkungen und Versteifungen haben wohl

1) op. cit. Fig. 9 Taf. I.

2) op. cit. Fig. 550, 564, 565.

3) Annales vol. IX.

4) Aus Cohn's Darstellung ist dieser Zusammenhang der Klappe mit der eigentlichen Blasenwand nicht ersichtlich. Seine Zeichnung, die selbst in die neuesten Lehrbücher aufgenommen wurde, lässt uns im Unklaren darüber, in welcher Weise eigentlich die Klappe mit der Blasenwand verbunden ist.

5) op. cit. pag 85

6) Annales.

den Zweck, der Klappe diejenige Festigkeit und Elasticität zu verleihen, welche nöthig ist, um sie wieder in die alte Lage zurückzuführen, nachdem ein Thier den Weg ins Innere gefunden hat.

Die Klappe wird jedenfalls ziemlich stark nach unten gepresst. Darwin[1]) u. a. Forscher haben öfters beobachten können, dass Thiere, die nur mit einem kleinen Theil ihres Körpers in die Blase vorgedrungen waren, trotz aller Anstrengungen nicht wieder loskommen konnten. Die Klappe ist seitlich mit der Blasenwand und im hinteren Theil auch rechts und links mit dem gleich zu besprechenden „Widerlager" verwachsen (siehe *kl* in Fig. 6, 13, 15 und 16). Nur in der Mitte hat sie so viel Spielraum, dass sie von einem eindringenden Thier etwas gehoben werden kann.

Das „Widerlager" ist ein fester, widerstandsfähiger Gewebekörper, welcher den Abschluss der ventralen Blasenwand nach vorn bildet, und auf dem die Klappe im Ruhezustande aufliegt (*w* in Fig. 7, 9, 15, 16, 17). Darwin[2]) wählte für dieses Gebilde den Ausdruck „Kragen", Cohn[3]) die Bezeichnung „Kinnlade", während Goebel[4]) dafür „Widerlager" vorschlägt. Ich werde in der Folge den letzteren Ausdruck immer anwenden, weil er mir am zutreffendsten erscheint, und weil dabei Missverständnisse in Bezug auf die Function dieses Gewebekörpers von vorneherein ausgeschlossen sind. Aus dem gleichen Grunde sehe ich auch davon ab, die Bezeichnung „Backen" weiterzuführen, womit Cohn[5]) jene Zellschichten benennt, die als Fortsetzung der Blasenwand gegen die Antennen hier erscheinen (*ba* in Fig. 13 Taf. III). Schon Darwin hat auf die ausserordentliche Wichtigkeit des Widerlagers für die constante Form der Blase hingewiesen. Ohne diesen massiven Gewebekörper wäre aber auch ein richtiges Functioniren der Klappe undenkbar. Das zeigt sich am deutlichsten, wenn man mit einem Scalpell das Widerlager entzweischneidet. Sofort sinkt die Blase von beiden Seiten her zusammen unter gleichzeitiger Faltung der Klappe, so dass von einem vollständigen Verschluss des Blaseneingangs keine Rede mehr sein kann.

Die äusserste Zellschicht des Widerlagers besteht am Eingang zur Blase aus schmalen Zellen, deren Seitenwände ziemlich stark verdickt sind und mitunter noch Verdickungsleisten aufweisen (Fig. 18

1) op. cit. pag. 361, 363, 366.
2) op. cit. pag. 361.
3) op. cit. pag. 83.
4) Annales vol. IX.
5) op. cit. pag. 83.

Taf. IV). Diese Zellwandverdickung nimmt gegen das Innere ab, dafür werden die Zellen grösser und rundlicher. Auf der Innenseite der Blase besteht das epidermale Gewebe des Widerlagers aus den papillenartig erhöhten Basalzellen der zweistrahligen Drüsen (*zwd* in Fig. 7, 9, 17, 18).

Eine ausgewachsene Blase von Utricularia vulgaris L. besitzt vier typische Drüsenformen. Den einfachsten Bau zeigen die knopfartigen Drüsen[1]), welche sich sowohl auf der Aussenseite der Blasen, als auch auf Blatt- und Sprossoberfläche befinden. (Fig. 19, Taf. IV.) Auf einer ins Gewebe versenkten Basalzelle ruht eine kurze Stielzelle (auch Gelenkzelle genannt), die ihrerseits wieder zwei rundliche Endzellen trägt. Meist senken sich die epidermalen Zellen der Blasenwand etwas gegen eine solche Drüse hin, so dass um dieselbe eine schwache Vertiefung entsteht, welche vielleicht als eine Art Sammelbecken für ein von der Drüse abzusonderndes Secret dient.

Von oben gesehen haben die beiden Endzellen die grösste Aehnlichkeit mit den Schliesszellen von Spaltöffnungen. (Fig. 20, Taf. IV.) Die Frage, ob man es hier nicht mit metamorphosirten Spaltöffnungen zu thun habe, ist schon oft aufgeworfen, aber bis jetzt noch nicht entschieden worden. Die Entwickelungsgeschichte der Drüsen gibt keine Anhaltspunkte in dieser Richtung. Als eine Bestätigung im negativen Sinne müssen auch die Beobachtungen aufgefasst werden, die Goebel an einer landbewohnenden Form, Utricularia orbiculata Wall. gemacht hat, wo sich solche Drüsen neben wohl ausgebildeten, typischen Spaltöffnungen befinden.

Die Klappe ist auf ihrer Aussenseite mit vielen dreitheiligen Drüsen besetzt, die wir Köpfchendrüsen nennen wollen (*kd* in

---

1) In den jüngsten Stadien der Blatt- und Schlauchanlagen sind diese mit zahlreichen Drüsen besetzt, die sich von den knopfartigen Drüsen nur durch ihre Grösse unterscheiden (Fig. 8, Taf. II). Ich sehe daher davon ab, sie als besonderen „Typus" aufzuführen. Diese Drüsen sind protoplasmareich und sondern viel Schleim ab. Ihre Zahl nimmt mit der Entfernung von der Vegetationsspitze rasch ab, auch werden sie braun und hinfällig und verschwinden schliesslich ganz. Ihre Bedeutung ist noch nicht sicher festgestellt. Es liegt nahe, zu vermuthen, dass ihnen die Aufgabe des Schutzes dieser jüngsten Pflanzentheile zukomme, sei es gegen Austrocknung, sei es gegen Schneckenfrass; denn nur in den Winterknospen sind diese zarten Theile zudem noch durch die derben, resistenten Winterblätter geschützt, deren zahlreiche, dichtgedrängte Borsten vermöge ihrer Kalkinkrustation einen wirksamen Schutz gegen äussere, schädigende Einflüsse bieten.

Fig. 2, 9, 13, 15, 17). Man kann an ihnen deutlich eine mehr oder weniger stark ausgezogene Basalzelle (*b* Fig. 21, Taf. IV), eine kleine Mittel- oder Gelenkzelle (*g*) und eine End- oder Köpfchenzelle (*e*) unterscheiden.[1]) Die Köpfchenzelle zeigt im Leben auffallend grosse Vacuolen, deren Inhalt alkalisch reagirt. Legt man Schläuche in sehr verdünnte Methylenblaulösung, so tritt im Zellsaft der Köpfchenzellen nach wenigen Stunden eine prächtig blaue Färbung auf, während das feinkörnige Protoplasma des Primordialschlauches ungefärbt bleibt. Fig. 21, Taf. IV stellt eine Partie der Klappe mit typischen Köpfchendrüsen dar. Cohn's[2]) Abbildung der Köpfchendrüsen ist stark schematisirt, auch sind die Membranen viel zu dick gezeichnet. Es kommt mitunter vor, dass die Endzelle in der Längsrichtung nochmals getheilt wird (Fig. 64, Taf. X), analog den Drüsen auf Blatt- und Sprossoberfläche. Hie und da zeigt sogar die Gelenkzelle Viertheilung (Fig. 22, Taf. V). Die Endzellen der Köpfchendrüsen können sehr verschiedene Formen annehmen, auch ist ihre Insertion an der Gelenkzelle oft modificirt, wie dies z. B Fig. 14, Taf. III zeigt. Gegen den unteren Klappenrand hin treten die Drüsen weniger zahlreich auf, auch wird die Basalzelle immer kürzer. Diese letztere Einrichtung hat wohl den Zweck, Thiere, welche die Drüsen absuchen, allmälich gegen den Blaseneingang hinzuleiten. Büsgen[3]) hat ferner nachgewiesen, dass die Endzellen der Köpfchendrüsen eine schleimige Substanz absondern, die auf chemotaktischem Wege kleine Wasserthiere anlockt. Dazu kommt noch ein weiterer Umstand, dem wohl bis jetzt zu wenig Beachtung geschenkt wurde und den ich ganz besonders hervorheben möchte. Die Zellen der Klappe sind nämlich glashell, wodurch die Klappe fast vollkommen durchsichtig wird. Oft habe ich beobachten können, dass kleine Crustaceen mit aller Gewalt gegen die Klappe vordrangen, als ob es für sie dort gar kein Hinderniss gäbe. Nachdem die Thierchen das Labyrinth der Antennenverzweigungen und Drüsen passirt haben, erscheint ihnen wohl der untere Klappenrand als die Oeffnung, durch welche sie entrinnen können. Die vordringenden Crustaceen haben mich in ihrem Benehmen lebhaft an Sperlinge erinnert, welche sich

---

1) Ganz analog gebaute Drüsen hat Merz (Untersuchungen über Anatomie und Samenentwickelung der Utricularien und Pinguicula, Diss. Bern 1897) auf der Klappe von Utricularia purpurea beobachtet.

2) op. cit. Fig 10, Taf. I.

3) Büsgen, Ueber die Art und Bedeutung des Thierfanges bei Utricularia vulgaris. Ber. d. D. bot. Gesellschaft 1888.

etwa in ein Zimmer verirren, und dann gegen die Scheiben prallen, weil sie glauben, an solchen durchsichtigen Stellen das Freie gewinnen zu können. Bei den Utricularia-Blasen wird aber durch den Stoss die Klappe gehoben, das Thier gleitet ins Innere und ist erst jetzt gefangen.

Besonders auffällig ist ferner eine eigenthümliche Drüse in der Mitte des unteren Klappenrandes. Sie besitzt eine grosse, kugelige Endzelle, eine Gelenkzelle und eine verhältnissmässig kurze Basalzelle.[1]) Rechts und links von dieser Drüse befinden sich je zwei starre, borstenartige Trichome. Die Drüse ist in Fig. 2 und 23 abgebildet. In Fig. 23, Taf. V, sind zugleich die Insertionen zweier Trichome an der Klappe dargestellt.

Das Widerlager ist auf der Innenseite der Blase dicht mit zweistrahligen Drüsen besetzt. (Fig. 7, 9, 17, 18, 24.) Auf einer uhrglasförmig emporgewölbten Basalzelle stehen zwei lange, haarförmige Zellen, die nirgends eine Querwand zeigen. An der Basis schliessen sie auf eine kurze Strecke weit eng aneinander und sind da zu einer Art „Stiel" verschmälert. An den basalen Partien zeigen die Zellen Verdickung der Membranen, welche sonst äusserst zart und mit einem feinen Primordialschlauch ausgekleidet sind.

Die ganze innere Blasenwand ist mit Ausnahme des Widerlagers mit zahlreichen, vierstrahligen Drüsen bedeckt, welche in ihrem Baue grosse Aehnlichkeit mit den vorhin besprochenen, zweistrahligen Drüsen zeigen. Ihre linsenförmig emporgewölbten Basalzellen sind, verglichen mit den übrigen Zellen der Blasenwandung, äusserst klein. Auf der Basalzelle aber stehen hier vier Zellen, die im unteren Theil auch zusammenschliessen und stielartig verengt sind. Oberhalb des „Stieles" aber biegen die vier Zellen in horizontaler Richtung um, so dass wir das Bild bekommen, wie es Fig. 25, Taf. V, im Profil und Fig. 26 im Grundriss darstellen. Zwei der haarförmigen Zellen sind nach vorn, zwei nach hinten gerichtet. Das eine Zellenpaar bleibt auch im völlig entwickelten Zustande kürzer als das andere. Immer stehen die nach der gleichen Seite gerichteten Zellen seitlich von einander ab. Wenn wir in eine der vier Zellen der vierstrahligen Drüsen da eintreten, wo sie an der Basalzelle inserirt ist, so haben wir eine continuirliche Röhre bis zur äussersten Spitze dieses Drüsenarmes. Auch hier sind die basalen Partien zur Erhöhung der Festigkeit verdickt. Die Zellen sind mit einem äusserst feinen Protoplasmabelag austapezirt und besitzen oberhalb des „Stieles" einen deutlichen Kern. Ihre Membranen sind so straff gespannt, dass es

1) Nach Goebel (Pflanzenbiolog. Schildergn.) besitzt auch Utricularia stellaris auf der Schlauchklappe eine solche auffällige, schleimabsondernde Drüse.

einem Thier kaum gelingt, die Zellen seitlich etwas zu verschieben, selbst wenn es die verzweifeltsten Anstrengungen macht, um sich zu befreien. Da aber die Membranen an den in Betracht kommenden Partien äusserst zart sind, so kann diese Starrheit der Fortsätze wohl nur durch ihren starken Turgor erklärt werden.

Bis jetzt habe ich diese Darstellung der zwei- und vierstrahligen Drüsen in den Abbildungen der bisherigen Publikationen noch nirgends gefunden.[1]) Meist sind die haarförmigen Zellen so eingezeichnet, als wären sie an einer eigentlichen Stielzelle abgesetzt. Ich selber neigte anfänglich auch zu dieser irrthümlichen Ansicht, wurde aber durch die Entwickelungsgeschichte über den richtigen Bau aufgeklärt. Dass bei solchen Untersuchungen gut fixirtes und in Celloidin gebettetes Material alle Täuschungen ausschliesst, ist wohl selbstverständlich.

Die Blasen der übrigen, einheimischen Utricularien zeigen im Allgemeinen alle den gleichen anatomischen Aufbau, wie diejenigen von Utricularia vulgaris L. Es lag für mich nahe, nach allfälligen systematischen Unterschieden zu suchen. Solche hoffte ich besonders bei Utricularia intermedia Hayne zu finden, welche ja als eine Art Uebergangstypus zwischen land- und wasserbewohnenden Utricularіaceen betrachtet werden muss. Ich habe die diesbezüglichen Untersuchungen in der sorgfältigsten Weise durchgeführt, aber mit negativem Erfolg. Immerhin zeigten sich einige Abweichungen, die im Folgenden angeführt werden sollen.

Utricularia Bremii Heer und Utricularia minor L.

Beide Arten unterscheiden sich in ihrer Anatomie von Utricularia vulgaris L. nur durch die vierstrahligen Drüsen auf der Innenseite der Blasen. Hier sind alle vier Drüsenzellen, auch die kürzeren, nach der gleichen Seite gerichtet. (Fig. 27, Taf. V, stellt die vierstrahligen Drüsen von Utricularia Bremii Heer, Fig. 28 diejenigen von Utricularia minor L. dar.) Die Drüsen entwickeln sich anfänglich ganz gleich wie die entsprechenden von Utricularia vulgaris. Im Laufe der weiteren Entwickelung kann man aber beobachten, dass die kürzeren Zellen allmählich eine Drehung gegen die längeren hin ausführen.

Utricularia intermedia Hayne.

Diese Art unterscheidet sich von Utricularia vulgaris L. in der Anatomie der Blasen ebenfalls nur durch die vierstrahligen Drüsen. Während nämlich bei Utricularia vulgaris die gleichsinnig

1) Vgl. indes Goebel, Pflanzenbiol. Schild. II pag. 178.

gerichteten Zellen seitlich von einander abstehen (Fig. 26), liegen hier je zwei Zellen hart neben einander, wenn sie nicht durch die Präparation verletzt worden sind (Fig. 29). Ich habe oftmals die Controle bei Blasen ganz verschiedener Exemplare von Utricularia intermedia gemacht und die Zellen immer in der gleichen, charakteristischen Lage gefunden. Nach Darwin[1]) und Hovelaque[2]) hat übrigens auch Utricularia montana vierstrahlige Drüsen von diesem Typus.

Ferner habe ich beobachten können, dass bei Utricularia intermedia die knopfartigen Drüsen auf der Oberfläche des Schlauches hie und da an den Endzellen eine secundäre Querwand zeigten, so dass also auf der Gelenkzelle vier kleinere Zellen ruhten, statt zwei (Fig. 30) analog den Drüsen auf der Unterseite der Blätter von Pinguicula alpina L.[3])

II. Entwickelungsgeschichte der Blasen.

Die Entwickelungsgeschichte der Blasen unserer einheimischen Utriculariaceen ist meines Wissens bis jetzt noch nirgends eingehend und zusammenhängend dargestellt worden. Einzelne Entwickelungsphasen finden sich allerdings in den Abbildungen verschiedener Autoren (Darwin, Goebel, Hovelaque, Pringsheim), aber die Darstellung eines ununterbrochenen Entwickelungscyclus fehlt. Was man bei den bisherigen Untersuchungen überall vermisst, ist die graphische Darstellung der Entwickelungsgeschichte der verschiedenen Drüsenformen.

„Mein Sohn und ich verwandten viel Zeit auf diesen Gegenstand, aber mit geringem Erfolg", so leitet Darwin[4]) den Abschnitt „Ueber die Entwickelung der Blasen" ein. Fürwahr, nicht besonders ermuthigend für mich, und leider wurde ich anfänglich nur zu oft in unangenehmer Weise an diesen Ausspruch erinnert.

Im Sommer 1899 sammelte ich von den verschiedenen Utricularia-Arten Alkoholmaterial, doch wurde im Laufe des Sommers 1900 lebendes Material zur nachträglichen Controle herbeigezogen.

Die beiden einzigen Stellen, wo sich die verschiedenen Entwickelungsstadien der Blasen genau verfolgen lassen, sind die Winterknospen (Hibernakeln, Turionen) und die Vegetationsspitzen.

1) op cit. pag. 391, Fig. 28.
2) op. cit pag. 711, Fig. 612.
3) Vgl. Goebel, Pflanzenbiolog. Schildergn. II pag. 126.
4) op. cit. pag. 382.

Vom Monat August an — bei anhaltend trockenem Wetter schon früher — legen unsere einheimischen Utriculariaceen Winterknospen oder Hibernakeln an. Dass Trockenheit die Bildung von Winterknospen beschleunigt, konnte ich öfters constatiren. Im Frühjahr 1900 zog ich aus Hibernakeln von 1899 Utricularia vulgaris L. in Cultur. Anfangs Juni vergass ich einmal längere Zeit, den Pflanzen wieder Wasser zuzuführen, so dass das Gefäss fast vollständig austrocknete. Da zeigte sich die auffallende Erscheinung, dass alle, auch die kleinsten Sprossenden, schon Winterknospen gebildet hatten, die freilich etwas zwerghaft aussahen. Am 3. Juli 1899 fand ich Utricularia intermedia Hayne an einer sehr trockenen Stelle des alten Glattlaufes bei Rümlang. Jeder blatttragende Spross trug bereits eine Winterknospe, während Exemplare der gleichen Art, die aber am 22. September 1900 gesammelt wurden, noch keine Hibernakeln zeigten. Freilich waren diese letzteren Pflanzen reichlich mit Wasser versehen. Es ist dies um so auffallender, als ja Utricularia intermedia Hayne nach ihrem Bau und ihrer Lebensweise von allen unseren einheimischen Arten als am geeignetsten erscheint, sich dem Leben auf dem Lande anzupassen. Es liegt nahe, anzunehmen, dass die einzelne Pflanze durch Bildung von Winterknospen in dem Momente für die Erhaltung der Art sorgt, wo sie Gefahr läuft, infolge der ungünstigen Lebensbedingungen zu Grunde zu gehen.[1]) Diese Annahme rechtfertigt sich um so eher, als man bei uns selten fructificirende Exemplare findet. Ich selber habe nie solche beobachten können, trotzdem ich mir die grösste Mühe gab, Samen aufzufinden. Utricularia vulgaris L. speciell scheint in gewissen Gegenden allerdings eher zu fructificiren als bei uns; denn es standen z. B. Kamienski[2]) genügend Samen zur Verfügung, um die Keimung zu verfolgen. Bezüglich der übrigen Arten bemerkt er aber[3]): „Die Keimung konnte ich wegen Mangels an entsprechendem Samenmaterial nicht beobachten."

Löst man an einem Sprossende die äusseren Blätter los, welche die Vegetationsspitze umhüllen, so kann man von blossem Auge oder mit der Lupe junge Schläuche am Grunde der Blattfiedern

1) Wie schon Goebel (Pflanzenbiolog. Schilderungen II pag. 360) auf Grund von Versuchen an Myriophyllum gezeigt hat.

2) Kamienski, Vergleichende Untersuchungen über die Entwickelungsgeschichte der Utricularien. Bot. Ztg. 1877 Nr. 48.

3) op. cit. pag. 775.

wahrnehmen. Sie sind aber in ihrer Entwickelung schon weit vorgeschritten. Will man die ersten Schlauchanlagen bekommen, so legt man eine mit den jüngsten Blättern herauspräparirte Vegetationsspitze unter das Deckglas, setzt etwas concentrirtes Chloralhydrat oder Kalilauge hinzu und übt einen leichten Druck auf das Deckglas aus. Die einzelnen Theile werden dadurch recht deutlich blossgelegt. Zur Herstellung von Dauerpräparaten ist es vortheilhafter, Winterknospen oder Vegetationsspitzen in Celloidin einzubetten, dieses in einem Gemische von 9 Theilen Glycerin und 1 Theil 80proc. Alkohol zu härten, und dann Längs- und Querschnitte auszuführen. Man kann zwar auch Schnitte herstellen, ohne die Objecte einzubetten, aber dann fallen die einzelnen, nur lose zusammenhängenden Partien leicht auseinander. Sämmtliche Schnitte wurden von freier Hand ausgeführt. Zum Studium der Entwickelungsgeschichte der Drüsen besonders ist die Tinktion der Schnitte mit Hämatoxylin oder Hämalaun unerlässlich.

Utricularia vulgaris L.

Die jüngsten Blätter, an denen die Blasenanlagen sichtbar sind, lassen nur geringe Fiederung erkennen, und die einzelnen Segmente sind noch stumpf, abgerundet (Fig. 31 Taf. VI). An der Basis des Blattes bemerkt man bald da, wo das erste Fiederblättchen sich entwickeln sollte, ein auffallend kurzes, gedrungenes Segment, es ist die junge Schlauchanlage (*scha* in Fig. 32). In einem etwas späteren Stadium erscheint diese Anlage als eine Kugel, die auf einem sehr dicken Stiele sitzt, und gleichzeitig bildet sich ungefähr im Aequator dieser Kugel eine Gewebewucherung, die sich als Querwulst zu erkennen gibt (*qw* in Fig. 32 und 33). Diese Partie wird später zur ventralen Blasenwand mit dem Widerlager. Infolge ungleichen Flächenwachsthums krümmt sich der dem Stiel abgewendete Pol (*p* in Fig. 32 und 33), und es entsteht oberhalb des Widerlagers eine Vertiefung. Im Laufe der weiteren Entwickelung krümmt sich die Spitze dieses Poles einwärts gegen den Querwulst (Fig. 34). Dadurch entsteht eine Höhlung, die bis auf einen schmalen Eingang verschlossen ist, welcher, von aussen gesehen, als eine quer zur Medianrichtung verlaufende Spalte erscheint (*sp* in Fig. 35). Die seitliche Blasenwand wird gebildet durch die rechts und links sich emporkrümmenden Ränder des Blattsegmentes, das zu einem Schlauch umgewandelt wird. Um diese jüngsten Entwickelungsphasen möglichst drastisch darzustellen, möchte ich den noch unveränderten Blattabschnitt, aus dem der

Schlauch sich bilden soll, mit der flach ausgebreiteten Hand vergleichen. Drücken wir diese seitlich etwas zusammen, so entsteht auf der inneren Handfläche eine Vertiefung, welche gegen den Unterarm hin durch die Handwurzel, nach vorn durch die Fingerglieder begrenzt ist. Krümmen wir nun die Finger allmählich einwärts, so führen sie genau die gleiche Bewegung aus wie der obere Pol (*p* in Fig. 32, 33, 34) der jungen Blasenanlage. Der von der geschlossenen Hand umgrenzte Raum würde dem Hohlraum des Schlauches entsprechen.

Indem nun die Zellen auf der dem Eingang abgewendeten Seite stärker wachsen als die der übrigen Partien der Blasenwandung, wird der Hohlraum immer grösser. Von einer Bildung des Hohlraumes „durch Zerreissungen im Zellgewebe", wie P. Reinsch[1]) annahm, kann also keine Rede sein. Aber auch Pringsheim's[2]) Anschauung über die Entwickelung der Blasen beruht auf einem Irrthum. Er bezeichnet die Anlage der ventralen Blasenwand als „secundären", diejenige der dorsalen Partie als „primären Vegetationskegel" und bemerkt pag. 104: „Diese zu einander geneigten Organe, der primäre und der secundäre Vegetationskegel, schliessen zusammen den Hohlraum des künftigen Schlauches ein, der sich dann nur noch durch das Wachsthum der ihn begrenzenden Organe vergrössert. Eine Complication tritt aber hier im Laufe der späteren Entwickelung durch das eigenthümliche, zur Bildung des sog. Ventils führende Verwachsen der beiden ursprünglich freien Vegetationskegel, des primären und secundären, ein. Es verwachsen diese in den Hohlraum des Schlauches bis dahin nur einfach hineinragenden Vegetationsenden nämlich noch einseitig mit einander längs eines Stückes der einander berührenden Seite, und das aus dieser Verwachsung entstehende Verbindungsgewebe entwickelt sich fortwuchernd zu einer die beiden ursprünglichen Vegetationsspitzen verbindenden Gewebeplatte, mit diesen gemeinschaftlich eine Art an einer Seite offenen Trichters bildend, der sich nach innen erweitert und, von der Mündung in die Höhlung des Schlauches hineinragend, einen kanalartigen Zugang in das Schlauchinnere darstellt." In Wirklichkeit handelt es sich bei der Bildung der Blasen nicht um verschmelzende Vegetationsspitzen, sondern um eine Art Ringwall auf einem Blattsegment. Ich glaube auch, durch die Darstellung der Anatomie der Blasen klargelegt zu haben, dass der Eingang des Schlauches nicht durch einen „Trichter" im Sinne Pringsheim's gebildet wird.

1) Reinsch, Denkschrift der k. bayer. bot. Ges. zu Regensburg 1859.

2) Pringsheim, Monatsber. d. k. preuss. Ak. d. Wiss. zu Berlin. 1869.

Anfänglich besteht der Schlauch überall aus drei Zellschichten, er erscheint also als ein Blattlappen mit oberer und unterer Epidermis und einem einschichtigen Mesophyll. Nach und nach aber wird das subepidermale Gewebe zerstört und resorbirt, die mittlere Schicht verschwindet also und die äussere und innere epidermale Schicht berühren sich später vollständig. Das primäre subepidermale Gewebe bleibt nur noch erhalten im Widerlager und in den wenigen schmalen Zellreihen, die dorsal- und ventralwärts median bis zum vorderen Rand der Blase verlaufen (*lb* Fig. 3, 9, 10).

Die weitere Entwickelung der Schläuche lässt sich am besten an median geführten Schnitten durch junge Blasenanlagen erkennen (Fig. 36, Taf. VI). Der obere Rand der Blase krümmt sich nun allmählich einwärts (Fig. 37, 38, 39) und zwar auf der ganzen Ausdehnung des quer zur Längsaxe verlaufenden schlitzförmigen Einganges. Die zunächst frei in das Innere vorragende Lamelle verwächst später seitlich mit der Blasenwandung und stellenweise auch mit dem Widerlager und wird nun Ventil oder Klappe genannt. Letztere ist also entstanden durch Fortwucherung der dorsalen Blasenwandung in's Innere des Schlauches. Die Klappe ist anfänglich auch dreischichtig (Fig. 40), bei ihr verschwindet aber am frühesten die subepidermale Schicht (Fig. 41, 42, 43, 44, Taf. VII) und zwar so vollständig, dass die ausgebildete Klappe immer nur aus zwei Zellschichten besteht mit Zellen von dem typischen Bau, wie er oben geschildert wurde.

Die äquatoriale Gewebewucherung, welche an der jungen Blasenanlage zuerst auftritt, wird, wie bereits angedeutet wurde, zur ventralen Blasenwand. Sie hält während der Entwickelung nicht Schritt mit den übrigen Partien des Schlauches und bleibt daher relativ kurz. An ihrem vorderen Ende bildet sich ein fester, kräftig entwickelter Gewebekörper, der wie eine quer zur Längsaxe gestellte Sperrleiste die ventrale Blasenwand ausgespannt erhält, es ist das Widerlager, dem die Klappe im Ruhezustand aufliegt.

Wenn die junge Blase in ihren Haupttheilen angelegt ist, sieht man die Antennen in Gestalt kleiner Protuberanzen am Stirnrand des Schlauches auftreten (Fig. 43 zeigt das im Schnitt, Fig. 41, 44, 45, 46 in der Aussenansicht). Bald fallen im Gewebe der Antennenanlagen einzelne Zellen auf, die sehr protoplasmareich sind und sich über die anderen Zellen emporwölben. Es sind dies die Stellen, wo die Antenne sich zu verzweigen beginnt. Ein etwas späteres Stadium zeigt dies noch deutlicher. Aus

den hervorgewölbten Zellen sind unter gleichzeitiger Grössenzunahme durch successive Theilung 2, 3—5 Zellen entstanden, die sich noch um ein Bedeutendes strecken (Fig. 47, Taf. VIII). So kommt dann schliesslich das Aussehen der Antennen zu stande, wie es die Ansichten der verschiedenen ausgebildeten Schläuche darstellen.

Alle Drüsen der Blasen von Utricularia vulgaris haben Trichomnatur, sie gehen hervor aus einer einzigen, epidermalen Zelle. Das lehrt uns ihre Entwickelungsgeschichte, die im Folgenden geschildert werden soll.

Ich beginne mit den knopfartigen Drüsen auf Schlauch-, Blatt- und Sprossoberfläche. An Schnitten durch junge Blasen bemerkt man, dass einzelne Zellen der äussern epidermalen Schicht der Schlauchwandung sich papillenartig nach aussen wölben (p_1 Fig. 48). Es erfolgt eine Theilung des Kernes und die Bildung einer neuen Membran senkrecht zur Längsaxe der Mutterzelle. Dadurch sind zwei Zellen entstanden, eine schmale, in die Blasenwand versenkte, und eine halbkugelige, welche über die Oberfläche des Schlauches emporragt (Fig. 49). Die über die äussere Wand der Blase sich erhebende Zelle nimmt keulenförmige Gestalt an. Nachdem sich ihr Kern getheilt hat, erfolgt die Abschnürung einer kurzen Gelenkzelle. Der Kern der Endzelle theilt sich nun wieder, es bildet sich eine Membran senkrecht zur vorher entstandenen, so dass nun auf der Gelenkzelle zwei kleinere, ovoide Zellen ruhen (Fig. 19, Taf. IV).

Recht interessant ist die Entwickelung der zweistrahligen Drüsen auf dem innerem Rande des Widerlagers. Die epidermalen Zellen schwellen an und bilden Papillen. Nun erfolgt eine Zweitheilung des Kernes und die Bildung einer Membran parallel zur Schlauchwandung (Fig. 50). Die über das Gewebe der Letzteren in den Hohlraum des Schlauches frei vorragende Endzelle schwillt an, und es findet eine neue Kerntheilung statt. Das keulenförmige Gebilde wird durch eine in der Längsrichtung auftretende Membran getheilt (Fig. 51). Die beiden neu entstandenen Zellen wachsen nun in die Länge und dehnen sich auch seitlich etwas aus, mit Ausnahme jener Partien, welche eine Art „Stiel“ bilden (siehe Fig. 17, 18, 24).

Von sehr hohem Interesse ist auch die Entwickelung der vierstrahligen Drüsen im Innern der Blase. Sie treten gleichzeitig mit den zweistrahligen Drüsen auf und machen anfänglich die gleichen Entwickelungsphasen durch, wie diese (Fig. 52, 50, 53, 53 a). Dann aber entsteht in dem keulenartigen Gebilde über der Basalzelle eine zweite Membran in der Richtung der Längsaxe, so dass hier vier

längliche Zellen auf der Basalzelle stehen (Fig. 54 zeigt dieses Stadium von der Seite, Fig. 55 von oben gesehen). Die unteren, basalen Partien dieser vier Zellen bilden den „Stiel", die oberen wachsen parallel zur Schlauchwandung aus (Fig. 56 und 57). Da die Zellen im Centrum eng zusammen schliessen, können sie sich in centripetaler Richtung nicht ausdehnen. Die weitere Entwickelung bleibt daher auf die peripheren Partien der vier Zellen beschränkt. Es wäre zwar noch die Möglichkeit vorhanden, dass die Zellen in der Längsrichtung auswachsen würden, wie dies bei den zweistrahligen Drüsen geschieht. In der That gibt es solche Drüsenformen, die als Uebergänge zwischen den zwei- und vierstrahligen Drüsen aufgefasst werden müssen. Ich habe mehrmals solche Zwischenformen beobachten können. Sie finden sich etwa da, wo die Blasenwand in das Widerlager übergeht. In solchen Fällen sind alle vier Zellen gleich lang und parallel zu einander (Fig. 58).

Am frühesten treten die Köpfchendrüsen auf[1]). Schon Darwin bemerkt darüber[2]): „Die Drüsen auf der Klappe und dem Kragen erscheinen in einem so frühen Alter, dass ich ihre Entwickelung nicht verfolgen konnte. Es war mit ausserordentlichen Schwierigkeiten verbunden, die allerersten Stadien zu bekommen. Da diese Anfangsstadien sehr klein und zart sind, gehen sie beim Fixiren leicht zu Grunde, indem sie schrumpfen.

Die Zellen, welche zu Drüsen auswachsen, fallen auf durch reichen Protoplasmagehalt und einen relativ grossen Kern. Die äussere Membran wölbt sich uhrglasförmig empor und der Kern theilt sich. Zwischen beiden Tochterkernen entsteht eine neue Zellwand. Dadurch wird eine ovoide Zelle von der eigentlichen Basalzelle geschieden. Letztere streckt sich noch bedeutend, ohne indess durch Querwände gegliedert zu werden, wie dies Hovelaque[3]) irrthümlicherweise darstellt. Der Kern der ovoiden Zelle theilt sich nochmals, und wieder werden die beiden Tochterkerne durch eine Membran getrennt, die parallel zur vorher gebildeten auftritt. Dabei bleibt die eine der neu entstandenen Zellen klein und wird zur Gelenkzelle. Die andere Tochterzelle nimmt an Volumen bedeutend zu und wird zur End- oder Köpfchenzelle (Fig. 59, Taf. IX).

Aus der vorangegangenen Darstellung der Entwickelungsgeschichte

1) Ihr frühes Auftreten ist z. B. in Fig. 59, Taf. IX, daraus ersichtlich, dass die Drüsen sich schon entwickeln, bevor die subepidermale Schicht in der Klappe vollständig verschwunden ist.

2) op. cit. pag. 386.

3) op. cit. pag. 663, Fig. 554.

der Drüsen zeigt sich recht deutlich, dass sich die verschiedenen Drüsenformen alle auf einen Typus zurückführen lassen. Jede Drüse zeigt im Laufe ihrer Entwickelung einmal das Stadium, wo sie nur aus einer Basal- und einer Endzelle besteht. Bevor sich der betreffende Blattabschnitt zur Blase umbildete, waren wohl alle Drüsen gleichgestaltet, und zwar ist es naheliegend, anzunehmen, dass sie sich in ihrem Bau am meisten den knopfartigen Drüsen näherten, die wir auf Blättern und Sprossen finden. Als aber die Stellung der Drüsen und wohl auch ihre Functionen verschiedene wurden, differenzirten sie sich zu den Formen, die wir heute im Innern der Blasen und auf ihrer Oberfläche beobachten können.

Die Blasen von Utricularia Bremii Heer, Utricularia minor L. und Utricularia intermedia Hayne entwickeln sich genau in der gleichen Weise, wie diejenigen von Utricularia vulgaris L. Da die Schläuche der verschiedenen Arten in ihrem anatomischen Bau bis auf wenige Einzelheiten vollständig mit einander übereinstimmen, war dieses Resultat der entwickelungsgeschichtlichen Untersuchung vorauszusehen.

III. Die morphologische Natur der Blasen.

Zu den schönsten und interessantesten Problemen, deren Lösung sich die moderne Morphologie zur Aufgabe gemacht hat, gehören unstreitig die Versuche, uns über die allmähliche Metamorphose verschiedener Pflanzenorgane aufzuklären. Die Frage nach dem morphologischen Werth eines Pflanzenorganes drängt sich uns in erster Linie da auf, wo wir es mit auffälligen, von der gewöhnlichen Norm abweichenden Formen zu thun haben. Das ist gewiss in hohem Maasse der Fall bei den complicirten Thierfallen der verschiedenen insektivoren Pflanzen. Ihre Fangapparate haben denn auch in der That von jeher das Interesse des Forschers erregt und manche Versuche zur Deutung ihres morphologischen Werthes gezeitigt, wobei aber die Ansichten der verschiedenen Forscher weit aus einander gehen.

Pringsheim[1]) fasste die Resultate seiner morphologischen Untersuchungen an den Blasen von Utricularia vulgaris L. in folgenden Satz zusammen: „Die Entwickelungsgeschichte der Schläuche und der Vergleich der Entwickelungserscheinungen ihrer Jugendzustände mit den Vorgängen an den Vegetationskegeln der normalen und rankenartigen Sprosse lässt darüber kaum einen Zweifel, dass die Schläuche eigenthümlich modificirte Sprosse

1) Pringsheim, Monatsber. d. Berliner Akad. d. Wissensch. 1869.

sind, die, den rankenartigen Sprossen am nächsten verwandt, eine noch grössere Metamorphose als diese erlitten haben". Darwin[1]) beschäftigte sich ebenfalls mit der Frage nach der morpologischen Natur der Utricularia-Blasen, kam aber zu keinem definitiven Resultat. Speciell bei Utricularia neglecta Lehm. beschränkte er sich darauf, die Vermuthung auszusprechen, „dass die Antennen zwei Abtheilungen des Blattes entsprechen, welche vom Ende der Blase ausgehen". Immerhin lässt sich daraus und aus der Zeichnung einer jungen Blase[2]) unschwer der Schluss ziehen, dass ihm schon eine ähnliche Lösung der Frage vorgeschwebt haben mag, wie sie unserer heutigen Auffassung entspricht. Diese Annahme wird ferner gerechtfertigt durch eine Notiz, die er bei Anlass der Besprechung von Utricularia montana beifügt. Er schreibt pag. 389: „Prof. Oliver hat eine Pflanze von Utricularia Jamesoniana abgebildet (Proced. Linn. Soc. vol. IV, pag. 169), welche ungetheilte Blätter und Rhizome gleich denen unserer Species hat; aber die Ränder der terminalen Hälften einiger Blätter sind in Blasen verwandelt. Diese Thatsache weist deutlich darauf hin, dass die Blasen auf den Rhizomen der gegenwärtigen und folgenden Arten modificirte Segmente des Blattes sind; sie werden dadurch mit den an die getheilten und schwimmenden Blätter der in Wasser lebenden Arten gehefteten Blasen in Uebereinstimmung gebracht".

Kamiénski[3]) verfolgte eingehend die Keimung des Samens von Utricularia vulgaris L. und gelangte zu der Erkenntniss, dass die erste Blase, die beim Keimling auftritt, dem Theil eines Blattes entspreche. Er schreibt u. a. pag. 770: „So bekommen wir eine junge Blattanlage, die aus drei Protuberanzen besteht, einer mittleren, der Blattspitze, die sich zu einer Blase umwandelt, und zwei seitlichen".[4]) Bahnbrechend und wohl für alle Zeiten vorbildlich sind

1) Darwin, Insektenfressende Pflanzen.

2) op. cit. pag. 384, Fig. 24.

3) Kamiénski, Vergl. Unters. über d. Entwickelungsgesch. d. Utricularien, Bot. Ztg. 1877.

4) Nach Goebel ist diese Bemerkung Kamiénski's allerdings zunächst dahin zu berichtigen, dass sich nicht die Blattspitze, „sondern ein durch Gabelung entstandener Blattstrahl" zur Blase umbildet. Ich habe aber die Aeusserung Kamienski's doch citirt, weil es sich in diesem Abschnitt speciell nur darum handelt, den morphologischen Werth der Blasen (modificirter Blatttheil) festzustellen.

aber erst die klassischen Untersuchungen geworden, die Goebel[1]) an land- und wasserbewohnenden Utricularien vornahm. Goebel hat an Hand eines reichhaltigen, in den verschiedensten Theilen der Erde gesammelten Vergleichsmaterials den Beweis geliefert, dass die Blasen als Umbildungen von ganzen Blättern oder einzelnen Blattstrahlen aufzufassen sind.

Die folgenden Ausführungen werden neues Beweismaterial für einige unserer einheimischen Arten erbringen.

Utricularia vulgaris L.

Diese ist die grösste unserer einheimischen Utricularia-Arten und fast in jedem Torftümpel zu finden. Ihre Blätter sind zart gefiedert und mit zahlreichen Schläuchen besetzt. Keine andere Art weist deren so viele auf. Die Zahl der Blasen schwankt, je nach der Grösse und Entwickelung des betreffenden Blattes. Die Blätter, welche im Frühjahr aus der Winterknospe hervortreten, zeigen nur wenige Blasen, während man im Sommer, wenn die Pflanze blüht, Blätter mit hundert und mehr Schläuchen beobachten kann. Eine Sonderung in schlauch- und blatttragende Sprosse tritt hier nicht ein. Die Schläuche sind gestielt und in der Weise orientirt, dass sie ihre Oeffnung immer gegen ihre Abstammungsaxe richten, wenn nicht ein mechanischer Eingriff in ihre Stellung stattgefunden hat. Sie sitzen am Grunde der Blattfiedern und zwar da, wo man ein erstes Fiederblättchen erwarten würde. Das ist sehr schön zu sehen in Fig. 65, Taf. X. Es zeigt sich auch in der That, dass an Stelle der Blase ein Fiederblättchen sich ausbildet, wenn die Anlage von Schläuchen aus irgend einem Grunde unterdrückt wird. So habe ich in einem Torfgraben bei Einsiedeln eine Utricularia vulgaris L. gefunden, gesund, auffallend schön grün, aber mit zahlreichen Seitensprossen, deren Blätter keine Schläuche besassen. Hier zeigten sich aber deutlich an Stelle der Blasen kleine Fiederblättchen. Kamiénski[2]) hat etwas Aehnliches bei Keimpflanzen von Utricularia vulgaris beobachtet. Er schreibt darüber u. a.: „Nur auf eine Art der Abweichungen will ich grösseres Gewicht legen, es sind das Rückschläge zu den primären Blättern. Manchmal wird nämlich aus der Anlage, aus welcher im normalen Falle die primäre Blase entsteht, direct ein primäres Blatt gebildet".

1) Goebel, Utricularia. Ann. du Jard. bot. d. Buitenzorg, vol. IX. — Goebel In Schenk, Hdb. d. Bot., III. Bd. — Goebel, Organographie der Pflanzen.

2) op. cit. pag. 773.

Als Beweis für die Sprossnatur der Schläuche erwähnt Pringsheim[1]) u. a. auch der Thatsache, dass hie und da unmittelbar neben einer ersten Schlauchanlage eine zweite auftritt, so dass wir im ersten Momente den Eindruck erhalten, als würde der secundäre Schlauch dem Stiele des primären entspringen. Darauf ist zu entgegnen, dass sich ja ebenso gut eine zweite Blattfieder in einen Schlauch umwandeln kann, wie die erste. Es liegt dies da besonders klar, wo neben den Schläuchen noch die übrigen Blattfiedern erhalten sind, wenn auch nur rudimentär. Ein solcher Fall ist in Fig. 60, Taf. IX, dargestellt. Wir haben dort die Anlage eines Blattes mit fünf Fiedern. Zwei davon sind in Blasen umgewandelt (b_1, b_2), die übrigen drei sind als rudimentäre Fiedern erhalten geblieben (f_1, f_2, f_3). Ich werde übrigens später auf ähnliche Beispiele zurückkommen. Die Behauptung Pringsheim's, dass sich aus dem Stiel eines Schlauches nachträglich ein Vegetationskegel entwickele, ist wohl dahin zu berichtigen, dass der Schlauch am Vegetationskegel und nicht letzterer am Schlauch entsteht. Es ist ja allerdings richtig, dass diese Art von Vegetationsspitzen, welche verkümmerten Sprossen angehören, öfters zu beobachten sind, und bei oberflächlicher Betrachtung als secundäre Gebilde des Schlauchstieles erscheinen. Bei genauerer Untersuchung aber erkennt man sofort, dass die Stellung der Blase an diesem verkümmerten Spross genau der Stellung eines Blattes unter normalen Verhältnissen entspricht. Hier ist eben das ganze Blatt in der Bildung der Blase aufgegangen, wie dies z. B. bei Utricularia Hookeri meist der Fall ist.[2]) Blasen mit Adventivsprossanlagen hat Goebel[3]) auch häufig bei Utricularia reticulata S. M. beobachtet. Bei Utricularia vulgaris L. speciell sind diejenigen Fälle weitaus die häufigsten, wo ein Blattstrahl in eine Blase umgewandelt wird. Das ergibt sich schon bei oberflächlicher Betrachtung aus der Stellung der Schläuche.

Utricularia Bremii Heer.

Die Schläuche sitzen hier im Allgemeinen ebenfalls an Blättern, und zwar in geringer Zahl, 2, 3—7 pro Blatt. Es treten aber auch Sprosse auf, die neben verkümmerten Blättern ausschliesslich Blasen tragen. Fig. 61, Taf. IX, zeigt ein Blatt eines solchen Sprosses. Das Blatt hat sich zunächst gegabelt, jeder Strahl nochmals, und nun ist einer der secundären Blattstrahlen in eine Blase umgewandelt worden.

1) op. cit.

2) Goebel, Organographie der Pflanzen pag. 446.

3) Goebel, Annales d. Jard. bot. d. Buitenzorg vol. IX.

Das stimmt auffallend genau überein mit den Beobachtungen, die Goebel an einer tropischen Wasserutricularia gemacht hat. Er bemerkt bei der Beschreibung von Utricularia exoleta u. a.: „Ebenso finden sich Blätter, die zunächst sich gabeln, worauf der eine Blattstrahl sich weiter in zwei theilt, von denen einer zur Blase entwickelt ist". Den gleichen Fall zeigt auch Fig. 62, nur ist das Entwickelungsstadium ein viel jüngeres. Vom Spross geht ein junges Blatt ab mit drei Blattstrahlen und einem Schlauch. Die Anordnung der verschiedenen Theile zeigt recht deutlich, dass ursprünglich rechts auch zwei Blattstrahlen angelegt waren, von denen nun der eine in eine Schlauchanlage umgewandelt worden ist. Ein drittes derartiges Beispiel stellt Fig. 63, Taf. X dar. Ein Blattstrahl hat sich zunächst getheilt, und der eine Abschnitt gabelt sich wiederum dichotomisch, ohne eine Schlauchanlage zu bilden. Der andere Abschnitt aber entwickelt sich in der Weise, dass er sich auch nochmals theilt, aber nun den einen secundären Blattstrahl in eine Blase umwandelt. Wie aus der Fig. 63 deutlich zu ersehen ist, entspricht in diesem Falle die Blase zwei Blattstrahlen dritter Ordnung.

Utricularia minor L.

Die Stellungsverhältnisse der Schläuche sind hier die gleichen wie bei Utricularia Bremii Heer, nur sind die Blasen wesentlich kleiner. Sowohl hier, als auch bei der vorigen Art kann man beobachten, dass die Bildung der metamorphen Sprosse zunimmt mit der Abnahme der Wassertiefe. Sie stecken im Schlamm, sind etiolirt und zeigen sich besonders im Frühjahr und Herbst. Vielleicht ist dieser Umstand damit in Zusammenhang zu bringen, dass im Frühjahr die mikroskopische Thierwelt sich eben erst im Torfschlamm zu entwickeln beginnt, im Herbst aber sich bereits wieder an den Grund der Gewässer zurückgezogen hat, um da in Gestalt der verschiedensten Cystenformen zu überwintern. Zu beiden Jahreszeiten würde also die Pflanze mit Hilfe der metamorphen Sprosse die Situation möglichst rationell ausnützen.

Es ist oft schwierig, Utricularia Bremii Heer und Utricularia minor L. auseinander zu halten, wenn nicht blühende Exemplare zur Verfügung stehen. Die Blätter der metamorphen Sprosse sind auch bei Utricularia minor L. häufig auf wenige, rudimentäre Fiedern reduzirt. In anderen Fällen kann man beobachten, dass scheinbar aus einem Blasenstiel ein zweiter Schlauch hervorgeht, was Pringsheim zu der irrthümlichen Behauptung Anlass gab, die Blase entspreche einem metamorphosirten Spross. Da sind eben beide auf-

einander folgenden Blattstrahlen in Blasen umgewandelt worden, und nicht nur der eine, wie dies bei der vorhergehenden Art dargestellt worden ist. Einen solchen Fall haben wir in Fig. 66, wo auch noch Rudimente des nicht metamorphosirten Blattrestes wahrgenommen werden können.

Utricularia intermedia Hayne.

Nach Goebel müssen die Wasserutricularien als reduzirter Typus der Landformen aufgefasst werden. Wie schon oben erwähnt wurde, bildet speciell Utricularia intermedia Hayne eine Art Uebergangstypus zwischen beiden Extremen. Hier sind im Allgemeinen schlauchtragende und blatttragende Sprosse scharf getrennt. Die Ersteren sind negativ heliotropisch, stecken im Schlamm, sind etiolirt und dienen offenbar wie bei den schon besprochenen Arten als Ernährungsorgane, in zweiter Linie wohl auch zur Verankerung. Es gibt indessen Uebergänge zwischen beiden Arten von Sprossen. So habe ich beobachten können, dass ein schlauchtragender Spross seitlich einen nur blättertragenden entwickelte, der seinerseits wieder metamorphe, schlauchtragende Sprosse entsendete. Zweimal habe ich ferner den Fall beobachtet, dass an einer Fieder eines grünen Blattes ein kleiner Schlauch entwickelt war, während sonst am ganzen Spross nirgends eine Blase sich zeigte. Goebel hat dieselbe Wahrnehmung gemacht und bemerkt hierüber: „Die grünen Laubblätter der anderen (blatttragenden) Sprosse tragen gewöhnlich keine Blasen, dass sie indes hier nur verkümmert sind, mag daraus hervorgehen, dass sie gelegentlich auch an diesen Blättern auftreten".

Betrachtet man einen metamorphen, schlauchtragenden Spross genauer, so kann man daran alle möglichen Uebergangsstadien von einem vollständig ausgebildeten schlauchlosen Blatt bis zu einem solchen Blatt beobachten, dessen sämmtliche Fiedern in Schläuche umgewandelt worden sind. Einzelne kleine, aber vollständig entwickelte Blätter zeigen gar keine Schläuche. Dann gibt es Blätter, bei denen nur zwei Strahlen zu Blasen geworden, während die übrigen Blattabschnitte, wenn auch nur rudimentär, als solche erhalten sind. Endlich zeigen sich an den metamorphen Sprossen solche Blätter, deren sämmtliche Fiedern in Blasen umgewandelt worden sind, und wo keine Spur von Blattstrahlen (auch nicht von rudimentären) mehr zu erkennen ist.

Aus all diesen Beobachtungen lässt sich unschwer der Schluss ziehen, dass die Blasen der besprochenen Utricularia-Arten umgewandelte Blattstrahlen darstellen (in einzelnen Fällen Umbildungen ganzer Blätter). Wir werden

in dieser Annahme ganz besonders bestärkt, wenn wir die Resultate der Entwickelungsgeschichte der Blasen zur Vergleichung herbeiziehen. Variationen im morphologischen Charakter ergeben auf den ersten Blick nur insofern Schwierigkeiten, als entweder sämmtliche Fiedern des Blattes in Blasen umgewandelt werden können oder aber nur ein Theil derselben, während die übrigen Blattabschnitte vollständig oder wenigstens rudimentär erhalten bleiben.

Die Auffassung der Blasen als umgebildete Blattstrahlen oder Blätter ist endlich in letzter Linie noch gerechtfertigt durch die Verhältnisse bei anderen insektivoren Pflanzen, wie Nepenthes, Sarracenia u. s. w., wo entwickelungsgeschichtlich nachgewiesen worden ist, dass die Kannen oder Krüge ebenfalls umgewandelte Blätter darstellen.

Verzeichniss der benützten Litteratur.

Büsgen, Ueber die Art und Bedeutung des Thierfanges bei Utricularia vulgaris. Bericht d. Deutsch. bot. Gesellschaft 1888. Ref. in Just's Jahrb. 1888.

Cohn, Beiträge zur Biologie der Pflanzen. III. Heft, Breslau 1875.

Darwin, Ch., Insektenfressende Pflanzen. Deutsch von Victor Carus, Stuttgart 1876.

Drude, Die insektenfressenden Pflanzen. In Schenk's Handb. d. Bot., I. Bd., pag. 113—146.

Goebel, K., Vergleichende Entwickelungsgeschichte der Pflanzenorgane. In Schenk's Handb. d. Bot., III. Bd., pag. 236 und 237.

— — Utricularia. In Annales du Jardin botanique de Buitenzorg, vol. IX.

— — Organographie der Pflanzen. II. Theil, Jena 1900.

— — Pflanzenbiolog. Schilderungen. Marburg 1889—91.

Hovelaque, L'appareil végétatif des Bignoniacées, . . . Utriculariées. Paris 1888.

Kamiénski, Vergleichende Untersuchungen über die Entwickelungsgeschichte der Utricularien. Bot. Ztg. 1877, Nr. 48.

Lang, Untersuchungen über Polypompholyx. Diss. Flora 1901 pag. 149.

Merz, M., Untersuchungen über Anatomie und Samenentwickelung der Utricularien und Pinguicula. Diss. Bern 1897.

Overton, E, Beobachtungen und Versuche über das Auftreten von rothem Zellsaft bei Pflanzen. Jahrb. f. wissenschaft. Bot., Bd. XXXIII, Heft 2.

Pringsheim, Ueber die Bildungsvorgänge am Vegetationskegel von Utricularia vulgaris. Monatsber. der kgl. preuss. Akademie der Wissensch. zu Berlin 1869.

Reinsch, P., Ueber den Bau und die Entwickelung der Blätter und der Schläuche von Utricularia vulgaris L. Denkschrift der kgl. bayer. bot. Gesellschaft zu Regensburg 1859.

Figurenerklärung.

Tafel II.

Fig. 1. Ausgewachsene Blase von Utricularia vulgaris. Infolge eines mechanischen Eingriffes ist die Oeffnung des Schlauches von der Abstammungsaxe weggedreht. *st* Stiel, *a* Antennen mit ihren Verzweigungen, *e* Eingang zur Blase, *tr* Trichome zu beiden Seiten des Einganges. 60 : 1.

Fig 2. Eingang zur Blase, von der Ventralseite gesehen. *kl* Klappe, *kd* Köpfchendrüsen, *b* vier vorragende Borsten vom unteren Klappenrand. 52 : 1.

Fig. 3. *lb* ein Stück der schmalen Zellreihen, welche in der ausgewachsenen Blase als Reste des subepidermalen Gewebes dorsal- und ventralwärts verlaufen. 610 : 1.

Fig. 4. Partie aus der äusseren Zellschicht der Klappe Die häufig rechtwinklig ins Lumen der Zellen vorspringenden Membranen tragen noch Verstärkungsleisten. 330 : 1.

Fig. 5. Einzelne Zelle der äusseren Zellschicht der Klappe aus der Gegend des unteren Klappenrandes. Die Membranen tragen hier regelmässig angeordnete Verstärkungsleisten, wie man sie in den Zellen mancher Blumenblätter beobachten kann. 720 : 1.

Fig. 6. Transversalschnitt durch die vordere Partie einer jungen Blase (Richtung a_1—b_1 in Fig. 9). *kl* die Klappe, welche seitlich mit der Blasenwand verwachsen ist, *kd* knopfartige Drüsen auf der Oberfläche des Schlauches. 300 : 1.

Fig. 7. Schnitt durch eine Blase in der Richtung ss_1 in Fig. 1. *W* Widerlager mit daraufsitzenden zweistrahligen Drüsen *zwd*, *vd* vierstrahlige Drüsen, die innere Blasenwand bedeckend, *lb* dorsale, median verlaufende Zellreihen („Leitbündel") im Querschnitt. 60 : 1.

Fig. 8. Grosse, schleimabsondernde Drüsen, die Vegetationsspitze und die jüngsten Blatt- und Schlauchanlagen bedeckend. Die punktirte Kreislinie deutet die durchschimmernde Gelenkzelle an, welche die eigentliche Drüse über das umgebende Gewebe emporhebt. 500 : 1.

Tafel III.

Fig. 9. Medianschnitt durch eine ausgewachsene Blase von Utricularia vulgaris L. Die linke Hälfte mit der linken Antenne ist weggenommen worden. *ra* rechte Antenne, *kl* Klappe, die Fortsetzung der dorsalen Blasenwand ins Innere bildend. Auf der Klappe sitzen die Köpfchendrüsen *kd* und das rechte Borstenpaar *b* des unteren Klappenrandes. *w* Widerlager mit den zweistrahligen Drüsen *zwd*, *tr* Trichome rechts vom Blaseneingang, *vd* vierstrahlige Drüsen auf der inneren Blasenwand, *gb* Gefässbündel des Stieles, sich in eine dorsale und ventrale Partie *lb* verzweigend, beide blind endigend im vorderen Theil der Blase. Im Innern der Blase befinden sich einige gefangene Thierchen, welche bereits in Zersetzung begriffen sind. Der Pfeil zwischen Klappe und Widerlager deutet den Weg an, auf dem die Thierchen ins Innere gelangt sind. 50 : 1.

Fig. 10. Transversalschnitt durch die hintere Partie einer jungen Blase. *lb* dorsales und ventrales „Leitbündel" im Querschnitt, *st* Stiel der Blase. Der Umstand, dass die vierstrahligen Drüsen erst in den primärsten Stadien *p* angelegt sind, deutet darauf hin, dass wir es mit einer sehr jungen Blase zu thun haben. 320 : 1.

Fig. 11. Mediane Partie der äusseren Klappenschicht. Membranen der Zellen durch Querleisten verstärkt zur Erhöhung der Festigkeit und Elasticität der Klappen. (Einzelne Zelle siehe Fig. 5 Taf. II.) Die Zellen sind concentrisch um den Mittelpunkt C angeordnet. Drüsen und Borsten der Klappe wurden der besseren Uebersicht wegen weggelassen. 320 : 1.

Fig. 12. Zellen der inneren Schicht der Klappe, ebenfalls durch eigenthümliche Verstärkungen und Verbiegungen der Membranen ausgezeichnet 360 : 1.

Fig. 13. Die oberste Partie einer Blase wurde sammt den Antennen durch einen

Horizontalschnitt losgelöst und dann umgewendet, um die Insertion der Klappe klarzulegen. *kl* Klappe, seitlich mit der Blasenwand verwachsen, *vd* vierstrahlige Drüsen, *kd* Köpfchendrüsen, *ba* Forsetzung der Blasenwand gegen die Antennen hin (von Cohn als „Backen" bezeichnet). 50:1.

Fig. 14. Drüsen auf der Klappe in der Nähe des spaltförmigen Einganges. Die Endzelle *e* ist hier auffallender Weise quer zur Gelenkzelle *g* inserirt statt in der Längsrichtung. Basalzelle *b* verhälnissmässig kurz. 290 : 1.

Tafel IV.

Fig. 15. Transversalschnitt durch die vordere Partie einer jungen Blase, so geführt, dass die Klappe *kl* und das Widerlager *w* getroffen wurden. *lb* „Leitbündel", *kd* Köpfchendrüsen, *zwd* junge zweistrahlige Drüsen. 240 : 1.

Fig. 16. Junge Blase, von hinten aufgeschnitten, um zu zeigen, dass das Widerlager *w* und die Klappe *kl* im hinteren Theil seitlich miteinander verwachsen sind. *lb* „Leitbündel". 370 : 1.

Fig. 17. Längsschnitt durch den Blaseneingang. Der Schnitt ist nicht genau median, sondern etwas seitlich geführt, daher sind die schmalen Zellreihen des „Leitbündels" nicht sichtbar. *w* Widerlager mit zweistrahligen Drüsen *zwd*, *kl* Klappe mit Köpfchendrüsen *kd, vd* vierstrahlige Drüsen. Im normalen Zustand liegt die Klappe dem Widerlager dicht auf. 150 : 1.

Fig. 18 Partie des Widerlagers (*a—b* in Fig. 17) von oben gesehen. Die Verdickung der Membranen nimmt von aussen nach innen ab, dafür werden die Zellen grösser, rundlicher. Im Innern des Schlauches tragen die epidermalen Zellen des Widerlagers die zweistrahligen Drüsen *zwd*. 360 : 1.

Fig. 19. Senkrechter Schnitt durch die zweischichtige Blasenwand mit typischen, knopfartigen Drüsen, die überall auf der Oberfläche des Schlauches vorkommen. *b* ins Gewebe versenkte Basalzelle, *g* Gelenkzelle, *e* Endzellen. 290 : 1.

Fig. 20. Stück der Blasenwand mit knopfartigen Drüsen, von oben gesehen. Die Endzelle *e* zeigt verschiedene Entwickelungsstadien. 290 : 1.

Fig. 21. Partie der äusseren Zellschicht der Klappe mit typisch entwickelten Köpfchendrüsen. *b* langausgezogene Basalzelle, *g* Gelenkzelle, *e* End- oder Köpfchenzelle. 290 : 1.

Tafel V.

Fig. 22. Köpfchendrüse, bei der die Gelenkzelle ausnahmsweise Viertheilung zeigt 290 : 1.

Fig. 23. Medianschnitt durch den unteren Klappenrand. Die Insertion des einen Borstenpaares *b* an der äusseren Klappenschicht ist deutlich sichtbar, ebenso die grosse kugelige Drüse *d*, die sich immer zwischen den beiden Borstenpaaren befindet (vgl. Fig. 2). 315 : 1.

Fig. 24. Zweistrahlige Drüsen von der Innenseite des Widerlagers. Auf der Basalzelle *b* stehen zwei haarförmige Zellen *z*, die nach oben divergiren, an der Basis aber zu einer Art „Stiel" verschmälert sind. 290 : 1.

Fig. 25. Vierstrahlige Drüse auf der inneren Blasenwand von Utricularia vulgaris. Auf der Basalzelle *b* stehen vier haarförmige Zellen *z*, an ihrer Basis ebenfalls verengt. *v* verdickte Partien der Membranen zur Erhöhung der Festigkeit. 360 : 1.

Fig. 26. Vierstrahlige Drüsen von Utricularia vulgaris, von oben gesehen. Die

gleichsinnig gerichteten Zellen stehen seitlich von einander ab. Das eine Zellenpaar bleibt immer kürzer als das andere. 360 : 1.

Fig. 27. Vierstrahlige Drüsen aus den Blasen von Utricularia Bremii Heer. 360 : 1.

Fig. 28. Vierstrahlige Drüsen aus den Blasen von Utricularia minor L. 360 : 1.

Fig. 29. Vierstrahlige Drüsen aus den Blasen von Utricularia intermedia Hayne Die gleichsinnig gerichteten Zellen liegen im ungestörten Zustand eng an einander. 360 : 1.

Fig. 30. Knopfartige Drüsen der Schlauchoberfläche von Utricularia intermedia Hayne. Bei e_1 ist die Endzelle durch eine sekundäre Membran in vier kleinere Zellen zerlegt worden, während *e* die normalen Verhältnisse darstellt. 300 : 1.

Tafel VI.

Fig. 31. Junges Blatt von Utricularia vulgaris, aus der Nähe der Vegetationsspitze. Die einzelnen Blattabschnitte sind noch stumpf, abgerundet und mit zahlreichen, schleimabsondernden Drüsen *d* besetzt, welche wohl als Schutz dienen. 330 : 1.

Fig. 32. Ein etwas älteres Entwickelungsstadium eines jungen Blattes, das immer noch durch die grossen Drüsen geschützt ist. Man kann bei *scha* bereits eine junge Schlauchanlage beobachten. $scha_1$ ist in der Entwickelung schon weiter vorgeschritten, so dass die Anlage der ventralen (*qw*) und dorsalen Blasenwand (*p*) bereits sichtbar sind. Die Borsten der einzelnen Blattfiedern sind in Gestalt kleiner Calotten angelegt.

Fig. 33. Grössere Partie eines jungen Blattes mit drei deutlich differenzirten Schlauchanlagen. *qw* Querwulst, zur ventralen Blasenwand mit dem Widerlager sich entwickelnd, *p* der sich einwärts krümmende Pol, der die dorsale Blasenwand und die Klappe bildet. 120 : 1.

Fig. 34. Junge Blase, von der Seite gesehen. *p* der obere Pol, hat sich stark einwärts gegen den Querwulst gekrümmt. 330 : 1.

Fig. 35. Blattfiedern mit zwei jungen Blasen, von vorn gesehen. Der Eingang zum Schlauch erscheint noch als eine schmale quer verlaufende Spalte *sp*. 250 : 1.

Fig. 36. Primäre Schlauchanlage ($scha_1$ Fig. 32 entsprechend) median durchschnitten. Unter der Epidermis zeigt sich ein einschichtiges Gewebe, das später nur noch im „Leitbündel" der fertigen Blase und im Widerlager erhalten bleibt, sonst aber resorbirt wird. *qw* Querwulst, *p* Anlage der dorsalen Blasenwand. 500 : 1.

Fig. 37. Der obere Pol *p* hat sich stärker vorgewölbt und es ist zur Bildung eines kleinen Hohlraumes *h* gekommen. 530 : 1.

Fig. 38. Infolge stärkeren Wachsthums der hinteren Wand ist nun der Hohlraum *h* des künftigen Schlauches noch deutlicher und grösser geworden. *sg* subepidermales Gewebe. 570 : 1.

Fig 39. Der vordere, dorsale Theil der Blasenwand setzt sich ins Innere des Schlauches fort und bildet die Klappe *kl*. Sie ist in diesem Entwickelungsstadium noch dreischichtig, indem das subepidermale Gewebe *sg* in ihr noch längere Zeit erhalten bleibt. 480 : 1.

Fig. 40. Die Differenzirung der einzelnen Theile der Blase ist nun deutlicher geworden. *kl* Klappe, welche dem Widerlager *w* aufliegt. *d* die grossen schleimsecernirenden Drüsen, welche die jüngsten Blatt- und Schlauchanlagen bedecken. *f* rudimentäre Blattfiedern, welche nicht in Schläuche umgewandelt wurden. 365 : 1.

Tafel VII.

Fig. 41. Medianschnitt durch eine junge Blase. Die subepidermale Schicht der Klappe wird undeutlich. An Stelle der grossen schleimabsondernden Drüsen auf der Oberfläche des Schlauches sind die kleineren, knopfartigen Drüsen *dr* getreten. Die Anlage der linken Antenne *la* ist in Gestalt einer kleinen Protuberanz am Stirnrand der Blase sichtbar. 480 : 1.

Fig. 42. In der Klappe und am Stirnrand der Blase ist die subepidermale Schicht vollständig verschwunden. Es beginnt die Differenzirung in das eigentliche Widerlager *w* und die ventrale Blasenwand *v*. 480 : 1.

Fig. 43. Der Schnitt ist hier nicht median geführt, sondern seitlich, so dass die Anlage einer jungen Antenne *a* in der Längsrichtung getroffen wurde. Nicht nur in der Klappe, sondern auch in einer hinteren Partie der Blasenwand ist das subepidermale Gewebe resorbirt worden. 335 : 1.

Fig. 44. Der Schnitt durch die Blase wurde hier ebenfalls nicht streng median geführt, sondern seitlich, hart an der rechten Antenne *ra* vorbei. Die subepidermale Schicht ist auf der Dorsalseite fast vollständig verschwunden. Die ersten Entwinkelungsstadien der vierstrahligen Drüsen sind in Gestalt kleiner Papillen *p* sichtbar. Die protoplasmareichen Zellen der Antenne *ra* deuten auf bevorstehende Verzweigung hin. 335 : 1.

Fig. 45. Junge Blase von hinten betrachtet. Die linke Antenne *la* erscheint als ein herabhängendes Zäpfchen. *e* Eingang zur Blase. 250 : 1.

Fig. 46. Junge Antenne, stärker vergrössert. An denjenigen Stellen, wo sich einzelne Zellen stärker hervorwölben, beginnt die Verzweigung *vz*. 560 : 1.

Tafel VIII.

Fig. 47. Verzweigte, junge Antenne. Die einzelnen Zellen der Verzweigungen sind noch kurz und enthalten reichlich Protoplasma, das in der ausgewachsenen Antenne nur noch einen dünnen Wandbelag bildet. 375 : 1.

Fig. 48. Senkrechter Schnitt durch die Wand einer jungen Blase. p_1 und p_2 Basalzellen der Drüsen, die sich papillenartig über ihre Umgebung erheben. 700 : 1.

Fig. 49. Der Kern der Papille hat sich getheilt, und nun ist eine kugelige Zelle abgeschnürt worden von der Basalzelle, die im Gewebe versenkt ist. *b* Basalzelle, *z* abgeschnürte Zelle. 700 : 1.

Fig. 50. Die kugelige Zelle *z* über der Basalzelle *b* hat keulenförmige Gestalt angenommen. 700 : 1.

Fig. 51. Junge, zweistrahlige Drüsen von der Innenseite des Widerlagers. Das keulenförmige Gebilde über der Basalzelle (s. Fig. 50) ist durch eine in der Längsrichtung auftretende Membran getheilt worden. 370 : 1.

Fig. 52. *p* Papillen, aus denen sich die vierstrahligen Drüsen entwickeln (von der Fläche gesehen). 700 : 1.

Fig 53 u. 53 a. Zweizellenstadium der vierstrahligen Drüsen. Das Gebilde über der Basalzelle ist durch eine erste Membran in der Längsrichtung getheilt worden. Die Tochterzellen zeigen schon die Tendenz, in horizontaler Richtung auszuwachsen. 700 : 1.

Fig. 54. Vierzellenstadium der vierstrahligen Drüsen (von der Seite gesehen). Zu der primären Längswand hat sich eine secundäre gesellt, so dass nun auf der Basalzelle vier gleichgestaltete Zellen stehen. Bei *a* sind je drei derselben sichtbar. 700 : 1.

Fig. 55. Vierzellenstadium (von oben gesehen). Die Zellen wachsen nun an ihren peripheren Enden in der Richtung der längsten Axe aus. 700 : 1.

Fig. 56. Junge, vierstrahlige Drüsen, die bereits ihren zukünftigen Habitus erkennen lassen. Die Zellen z werden zu den langen, die Zellen z_1 zu den kurzen, haarförmigen Fortsätzen (von oben gesehen). 485 : 1.

Fig. 57. Die vier horizontal auswachsenden Zellen bleiben an ihrer Basis verengt und bilden eine Art „Stiel" (von der Seite gesehen). 485 : 1.

Fig. 58. Uebergangstypus zwischen zwei- und vierstrahligen Drüsen im Innern der Blase. Auf der Basalzelle stehen vier haarförmige Zellen, die aber alle nach oben gerichtet sind, und keine horizontale Umbiegung zeigen. 500 : 1.

Tafel IX.

Fig. 59. Senkrechter Schnitt durch die Klappe mit verschiedenen Entwickelungsstadien der Köpfchendrüsen. Nach Bildung einer Papille (a) erfolgt die Theilung des Kernes (b) und die Bildung einer Membran parallel zur Klappenoberfläche (c). So ist nun eine stielartig ausgezogene Basal- und eine Endzelle entstanden, welch Letztere sich nochmals theilt unter Bildung einer kleinen Gelenkzelle (d). Die Drüsen treten so früh auf, bevor die subepidermale Schicht sg der Klappe überall resorbirt worden ist. 610 : 1.

Fig. 60. Vom Spross geht ein Blatt ab mit ursprünglich fünf Fiedern. Zwei davon b_1 und b_2 sind in Blasen umgewandelt worden, während die drei anderen Fiedern als solche erhalten geblieben sind, wenn auch nur rudimentär (f_1, f_2, f_3). Utricularia vulgaris L. 290 : 1.

Fig. 61. Theil eines Blattes von Utricularia Bremii Heer. Der Blattabschnitt hat sich gegabelt, jeder Blattstrahl nochmals, und nun ist einer der secundären Strahlen in eine Blase umgewandelt worden. 50 : 1.

Fig. 62. Junges, rudimentär entwickeltes Blatt von Utricularia Bremii Heer mit einer Blase. Auch hier ist ein Blattstrahl zu einer Blase umgebildet worden, wie dies deutlich aus der Anordnung der verschiedenen Theile hervorgeht. 180 : 1.

Tafel X.

Fig. 63. Theil eines Blattes von Utricularia Bremii Heer. Der Abschnitt a hat sich in zwei Strahlen a_1 und a_2 gegabelt. a_2 theilt sich weiter, ohne eine Blase zu bilden. a_1 theilt sich auch nochmals, wandelt nun aber den secundären Blattstrahl b_2 in eine Blase um, die in diesem speciellen Falle zwei Blattstrahlen dritter Ordnung (c_1 und c_2) entspricht. 15 : 1.

Fig. 64. Einzelne Köpfchendrüse von der äusseren Schicht der Klappe. Die Endzelle e hat sich ausnahmsweise nochmals getheilt. 290 : 1.

Fig. 65. Junges Blatt von Utricularia vulgaris L. Es ist über und über mit grossen, schleimabsondernden Drüsen d besetzt. Die Borsten an den Blattstrahlen sind mit Ausnahme derjenigen an der Spitze erst in Gestalt kleiner Zäpfchen entwickelt (bo). Die junge Blase b entspricht morphologisch einem der Fiederblättchen f_1, f_2, f_3 u. s. w., die mit einander alterniren. 250 : 1.

Fig. 66. Sprossstück mit Blasen von Utricularia minor. Vom Hauptspross hsp geht ein Blatt ab mit zwei Blasen und drei rudimentären Fiedern rf. Die beiden Schläuche zweigen von einem gemeinschaftlichem Stiele ab und müssen aufgefasst werden als zwei aufeinander folgende, metarmophosirte Blattfiedern. 60 : 1.

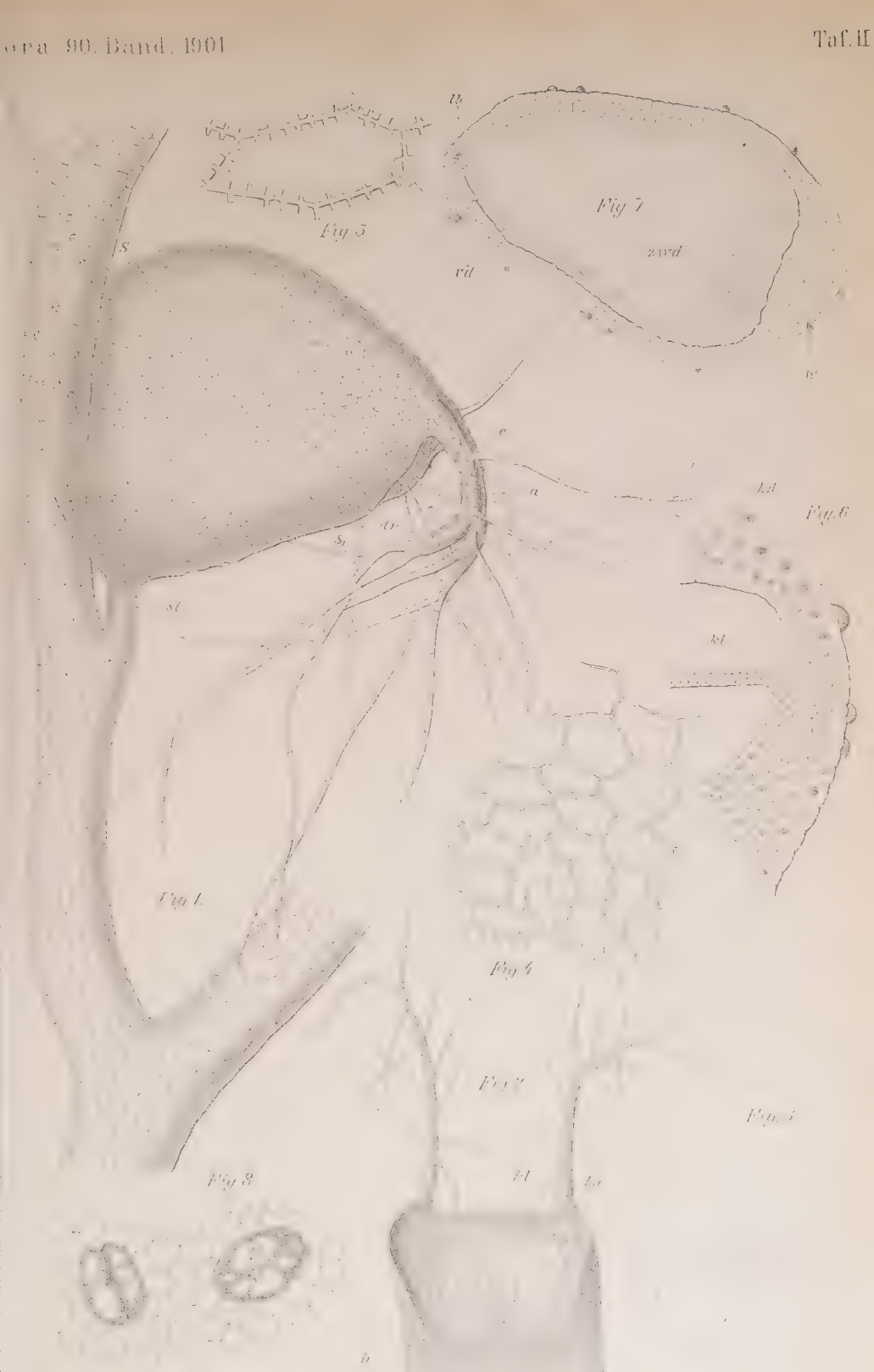


Fig 5
Fig 7
Fig 1.
Fig 4
Fig 2
Fig 3
Fig 8
Fig 6

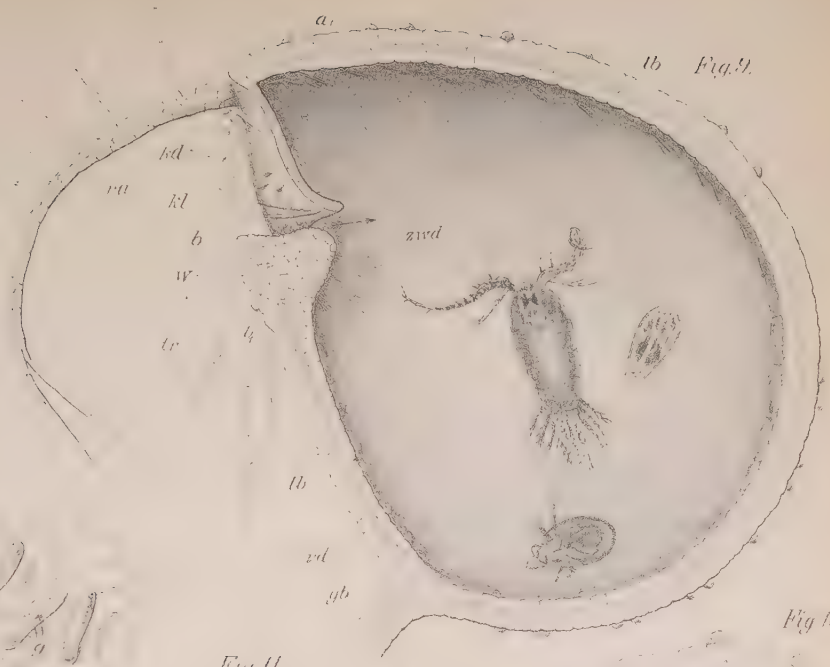

a
b
Fig. 9.
kd
va
kl
b
w
tr
q
zwd
lb
vd
gb

Fig. 11

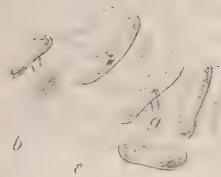
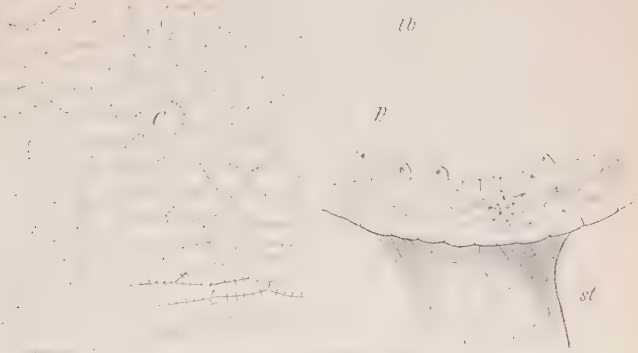


Fig. 14.
b
a
c

Fig. 10


lb
C
p
st

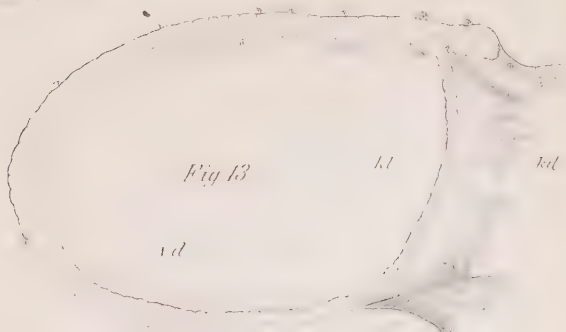


Fig 13
kl
kd
vd

Fig 12

Fig. 15.

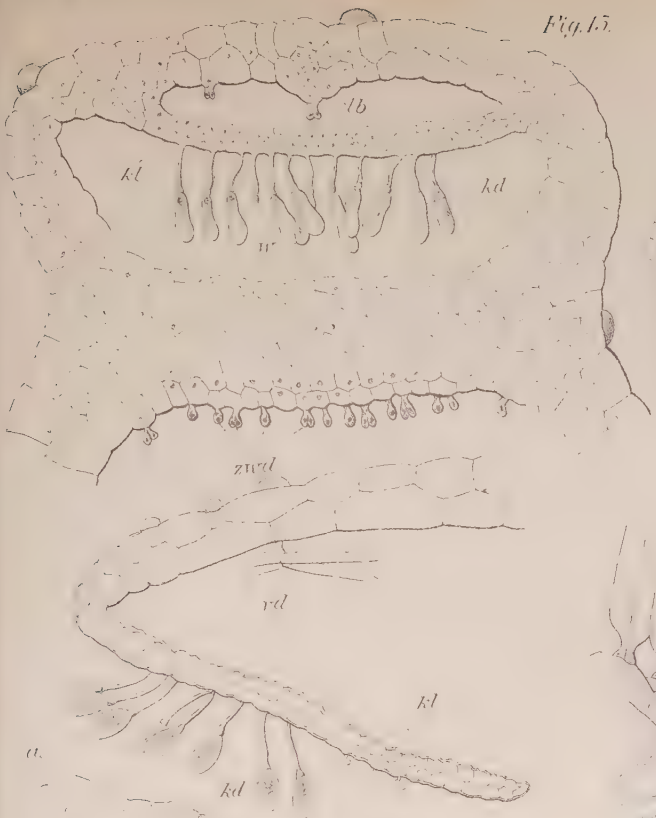
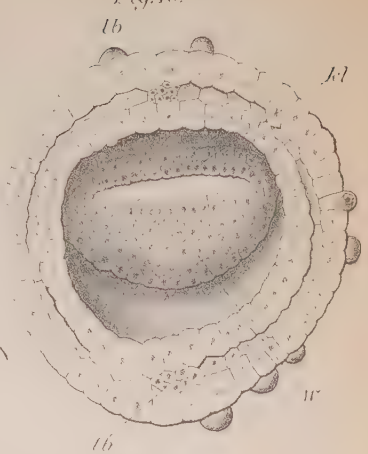


Fig. 16.



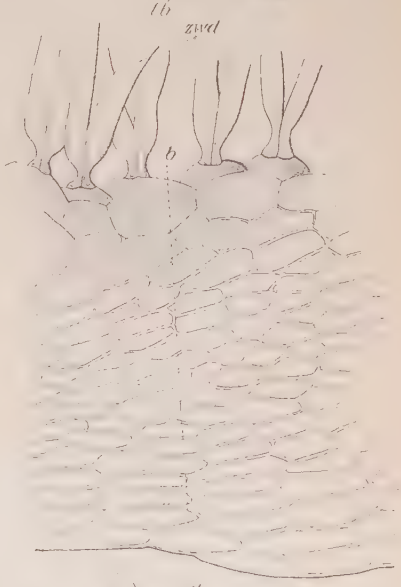


Fig. 18.

Fig. 17.

Fig. 21.

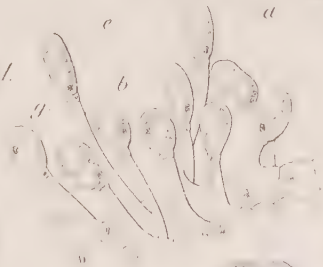


Fig. 19.

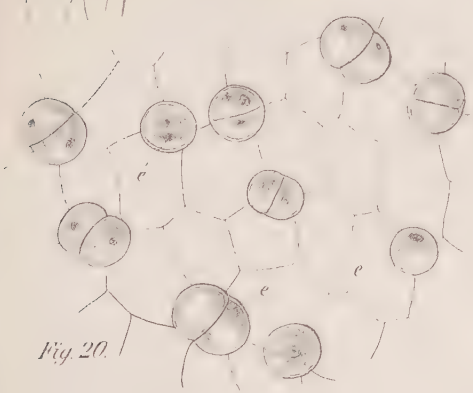


Fig. 20.

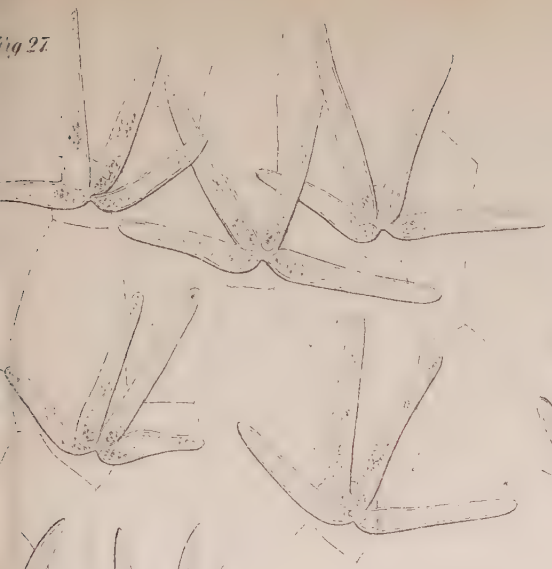


Fig 27.

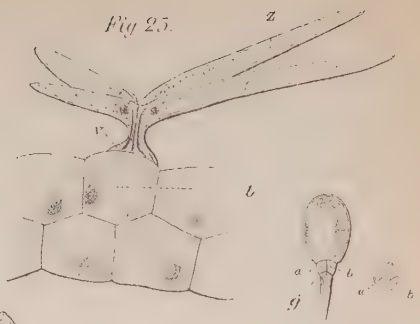


Fig 25.

Fig 22.

Fig 28

Fig. 24.

Fig. 29.

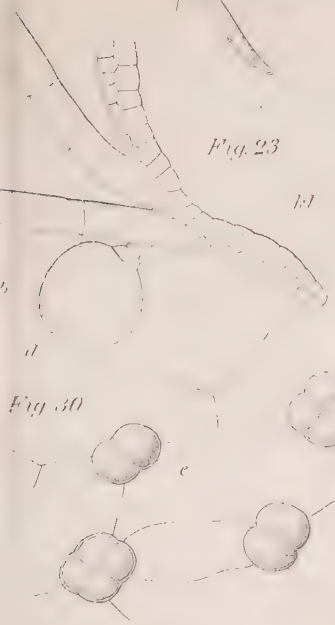


Fig. 23

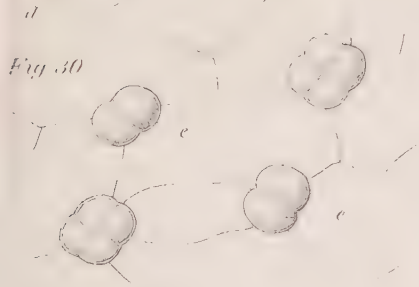


Fig 30

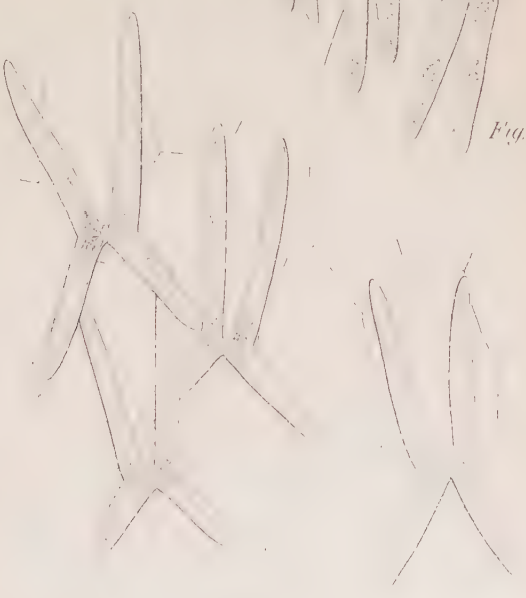


Fig. 26.

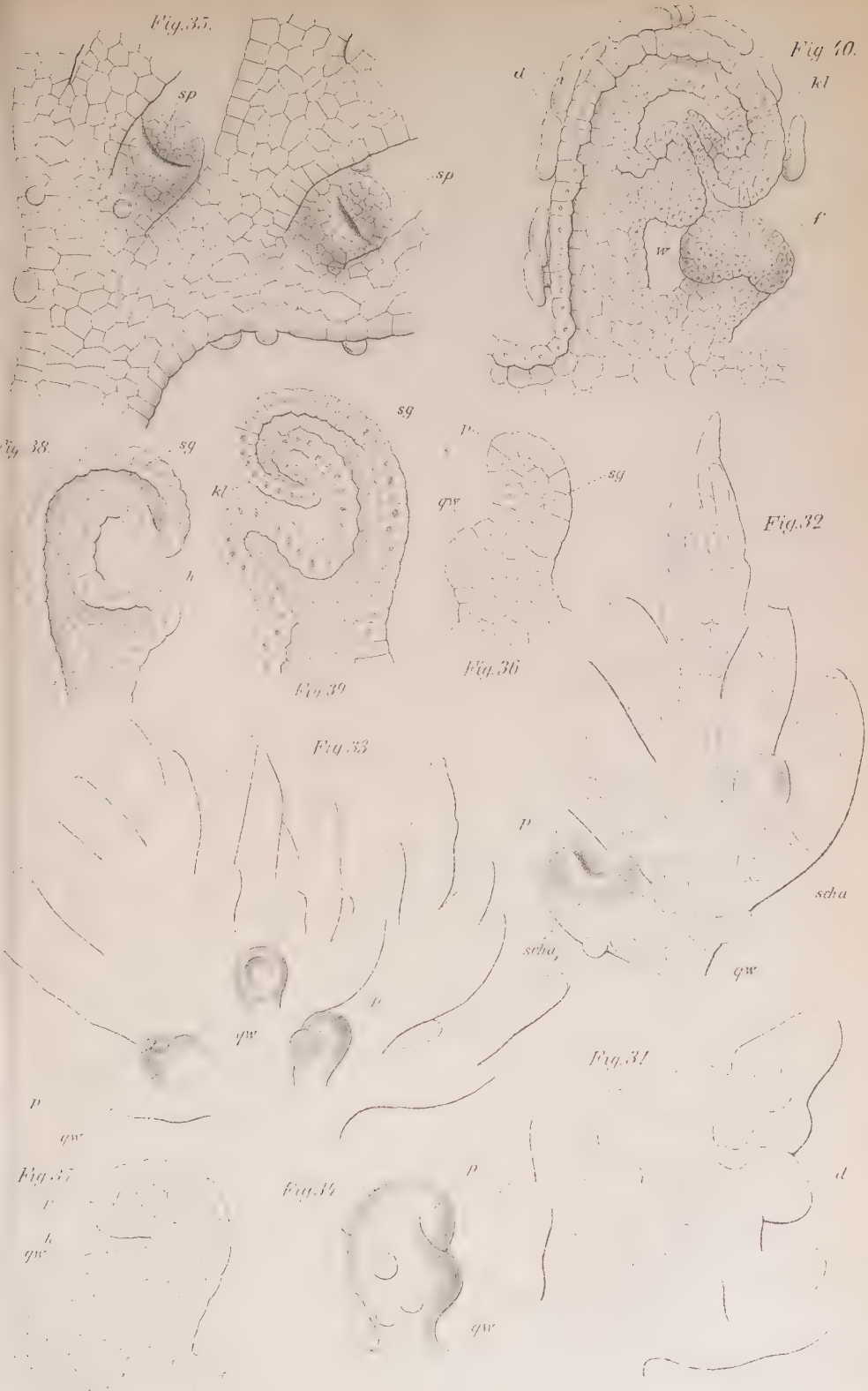


Fig. 35.
sp
sp
Fig. 40.
d
kl
f
w
sg
Fig. 38.
sg
kl
h
Fig. 39
p
qw
sg
Fig. 36
Fig. 32
Fig. 33
p
scha
scha
qw
qw
p
qw
Fig. 31
Fig. 37
p
h
qw
Fig. 34
p
d
qw

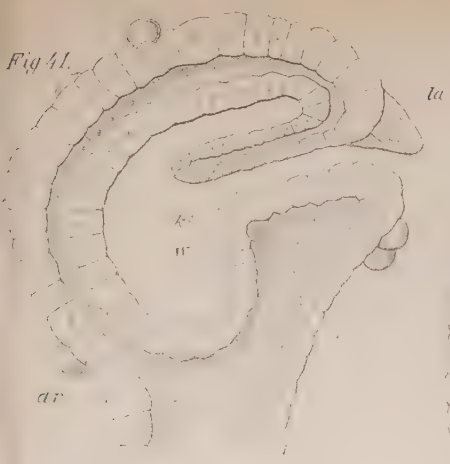


Fig 41.
la
ar

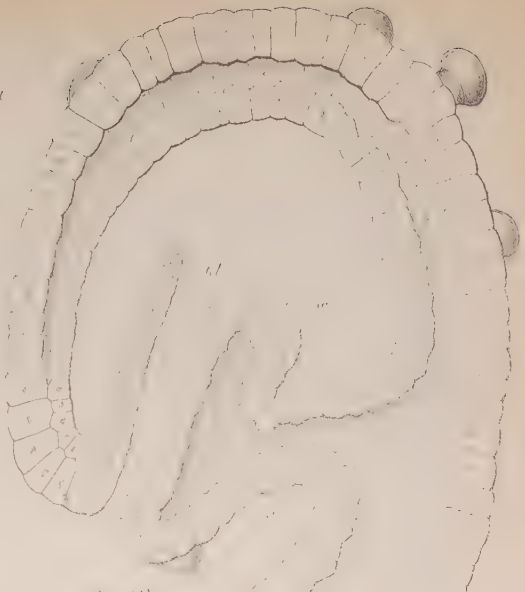


Fig 42

Fig 44

Fig 46.

Fig 45

Fig. 43.

Fig. 48.

Fig. 49

Fig. 50

Fig. 51.

Fig. 52.

Fig. 53

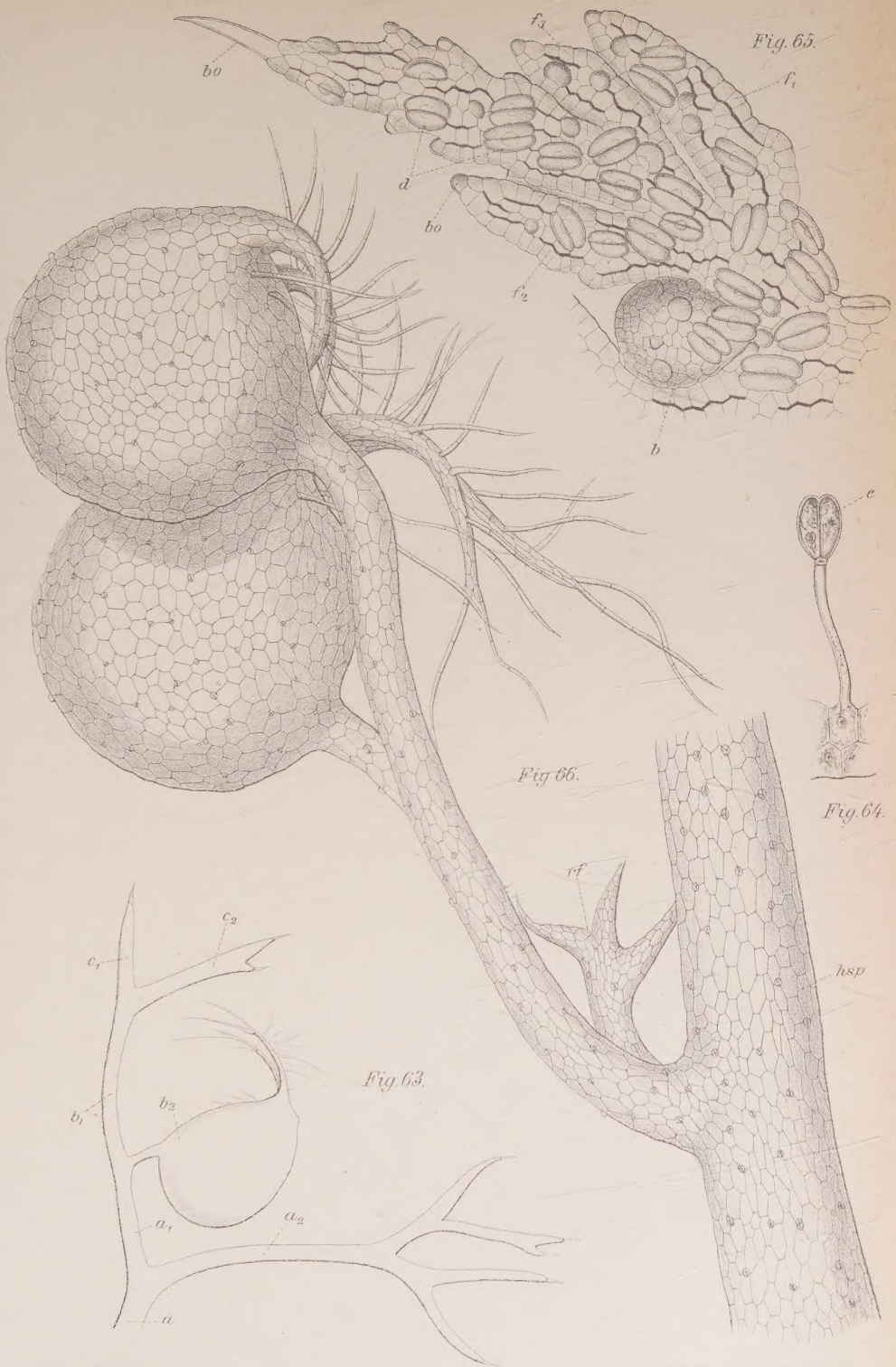
Fig. 54

Fig. 55.

Fig. 56.

Fig. 57

Fig. 58



H. Meinhold del. L. J. Thomas Lith. Inst., Berlin S.W.